Phyt.
405 ℋ
Loew

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Einführung in die Blütenbiologie

auf historischer Grundlage.

Von

Dr. E. Loew,
Professor am Königlichen Realgymnasium in Berlin.

Mit fünfzig Abbildungen.

BERLIN.
Ferd. Dümmlers Verlagsbuchhandlung.
1895.

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Das Recht der Übersetzung wird vorbehalten.

Vorwort.

Der historische Weg, der in diesem Buche zur Einführung in die Blütenbiologie betreten wird, bedarf einiger Rechtfertigung, da vielleicht mancher Leser lieber ein Werk in die Hand nimmt, das den Stoff nach Hauptmaterien lehrbuchartig zusammenfasst. Allein bei einer solchen systematischen Darstellung kann die stufenweise, allmähliche Entwickelung der Forscherarbeit weniger deutlich zum Verständnis gebracht werden. Und gerade auf dem Gebiete der Blütenbiologie ist der gegenwärtig erreichte Standpunkt nur begreiflich im Hinblick auf die Leistungen älterer Zeit, zumal Kölreuter's und Sprengel's, auf deren Schultern ja auch Darwin in seinen blütenbiologischen Arbeiten steht. Dieser enge Zusammenhang liefs sich nur an der Hand der geschichtlichen Betrachtungsweise anschaulich machen. Überdies ist eine ausführliche, bis zum Tode Darwin's und Hermann Müller's fortgesetzte Geschichte der Blütenbiologie bisher noch nicht geschrieben worden; auch die dieses Thema einschliefsende „Geschichte der Botanik" von Julius Sachs führt die Darstellung nur bis zum Jahre 1860, also ungefähr bis zu der Zeit durch, in der die Schriften Darwin's ihre bahnbrechende Wirkung eben begannen. Endlich hat der historische Weg den didaktischen Vorzug, dass er mit den einfacheren Erfahrungen und Beobachtungen alter Zeit beginnt und von diesen aus schrittweise zu den verwickelten Problemen der Gegenwart überleitet, während ein systematisches Lehrbuch Altes und Neues neben- und durcheinander verarbeiten muss.

Alle diese Gründe haben zusammengewirkt, dem Buche vorwiegend den Charakter einer historischen Schrift zu geben; nur

im Schlusskapitel wurde der Stoff lehrbuchartig zusammengefasst. Behufs einer gründlichen Einführung in die Blütenbiologie — und nur Leser, die eine solche suchen, habe ich im Auge gehabt — schien mir ein möglichst enger Anschluss an die vorhandenen litterarischen Quellen notwendig zu sein. Um ein authentisches Bild von den Anschauungen der einzelnen Forscher zu geben oder bisweilen auch, um eine unrichtige Interpretation ihrer Ansichten zu vermeiden, wurden zahlreiche wörtliche Anführungen von Originalstellen in die Darstellung eingeflochten. Unwesentliche Änderungen des Wortlauts bei den Citaten der älteren Periode sind immer nur im stilistischen Interesse vorgenommen worden. Über die Zeit des Altertums und Mittelalters, die ich der Vollständigkeit wegen nicht ausschliefsen konnte, habe ich eigene Quellenstudien nicht angestellt, sondern mich fast durchweg an die historischen Werke von E. H. F. Meyer und J. Sachs, sowie an Arbeiten geschichtlichen Inhalts von Behrens, E. Fournier, Graf Solms-Laubach, E. Krause und Anderen angeschlossen. Bei Darstellung der neuzeitlichen Litteratur von Kölreuter und Sprengel an bin ich dagegen möglichst auf die Originalschriften selbst zurückgegangen; nur bei mir unzugänglichen Einzelarbeiten meist geringer Bedeutung habe ich Referate der botanischen Zeitung, des botanischen Centralblatts und des Jahresberichts von Just benutzt.

Eine eigentümliche Schwierigkeit bei der Abfassung des Buches bestand in der Unsicherheit der Grenzlinie, die das Gebiet der Blütenbiologie von dem anderer botanischen Disciplinen trennt. Den engen Zusammenhang, in welchem die Lehre von den Bestäubungseinrichtungen mit mehreren Kapiteln der Physiologie und Morphologie, sowie mit den allgemeinen Principien der Systematik steht, unberücksichtigt zu lassen, wäre unwissenschaftlich gewesen. Wollte ich diesen Zusammenhang aber im Einzelnen nachweisen, hätte ich auf die historische Entwickelung auch der genannten Lehrgebiete näher eingehen müssen. Diesem Dilemma suchte ich dadurch aus dem Wege zu gehen, dass ich in derartigen Fällen — so z. B. bei der Darstellung der für die Blütenbiologie so bedeutsamen hybridologischen Versuche, desgl. bei Besprechung der Befruchtungsvorgänge, sowie der Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Blüte, der physiologischen Untersuchungen über Bewegung von Blütenteilen u. a. — immer nur die historischen Anfänge der betreffenden Forschungsrichtung

kurz angedeutet, bezüglich ihrer weiteren Fortbildung aber den Leser auf orientierende andere Werke verwiesen habe. Es erschien ferner unthunlich, die spekulativen Ideen Darwin's in vorliegendem Buche nebenher historisch darzustellen; ich habe mich vielmehr streng an die speciell blütenbiologischen Schriften desselben gehalten, da eine allgemeine Bekanntschaft des Lesers mit dem Darwinismus vorausgesetzt werden darf. Endlich ist hervorzuheben, dass ich die populäre Litteratur, die auf unserem Gebiete vielfach recht unzuverlässig erscheint, nur ausnahmsweise berücksichtigt habe.

Je mehr die Darstellung sich der Gegenwart nähert, eine desto mehr berichterstattende Form habe ich ihr zu geben versucht, ohne allerdings ganz auf Kritik zu verzichten, wie sie ja auch bei Referaten über eine gröfsere Zahl unter sich zusammenhängender Schriften neueren Datums geübt zu werden pflegt. Immerhin ist die Beurteilung von Leistungen noch lebender und wissenschaftlich fortarbeitender Zeitgenossen eine missliche Sache. Die neueste, seit 1883 veröffentlichte Litteratur ist daher überhaupt nicht in extenso in die Darstellung aufgenommen, sondern wurde nur in gelegentlichen Streifblicken, meist in Form von Anmerkungen unter dem Text, berührt, soweit dies zur Aufklärung des Lesers notwendig erschien. Die Ergebnisse neuerer Forschungen habe ich in einem zweiten Werke unter dem Titel: Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands (Stuttgart bei F. Enke, 1894) kurz zusammengestellt, das somit eine Fortsetzung und Ergänzung des vorliegenden Buches bildet. Um die Bestäubungseinrichtungen der Pflanzen auch dem Anfänger leichter verständlich zu machen, liefs die Verlagsbuchhandlung mit dankenswerter Bereitwilligkeit eine Reihe von Abbildungen in den Text einfügen. Die Bilder sind nach dem Gesichtspunkt ausgewählt, möglichst interessante Beispiele von Blütenkonstruktionen vorzuführen, die zu Nachuntersuchungen anregen sollen. Sie wurden vorzugsweise einigen Abhandlungen Hildebrand's (in der botanischen Zeitung), H. Müller's (in den Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preufsischen Rheinlande) und den Werken Darwin's (Deutsche Ausgabe) entlehnt.

Bei der Korrektur der Druckbogen wurde ich von Herrn Kand. A. Zander unterstützt, dem ich an dieser Stelle meinen besten Dank für seine wertvolle Hilfe ausspreche.

Wenn es mir in vorliegender Schrift gelungen sein sollte, die auf dem Gebiete der Blumenforschung leitenden Ideen in Zusammenhang mit den Ergebnissen verwandter botanischer Disciplinen klar entwickelt zu haben, dürfte diese Darstellung besonders im Kreise der naturwissenschaftlichen Lehrer an höheren und niederen Schulen willkommen sein. Aber auch der Blütenbiologe von Fach findet vielleicht in einigen Abschnitten wie den über die auf Sprengel folgende Zeit, sowie in der Kritik der Blumentheorie Müller's und der blütenbiologischen Spekulationen Darwin's manche neuen Anregungen und Gesichtspunkte. Mit Hilfe des ausführlichen Registers kann das Buch aufserdem zur Orientierung über zahlreiche Specialfragen und deren historische Litteratur benutzt werden.

Berlin, im Dezember 1894.

E. Loew.

Inhalts-Verzeichnis.

Seite

Einleitung . 1

Erster Hauptabschnitt.

Anfänge und allmähliche Ausbildung der Blütenbiologie bis Darwin.

KAPITEL I. Die Zeit bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts . 3

1. Anschauungen des Altertums und Mittelalters über die Bestäubung und das Geschlecht der Pflanzen 3

Bestäubung der Dattelpalme im alten Assyrien S. 3. — Uralte Veredelung des Feigenbaumes in Syrien S. 4. — Ansichten klassischer Schriftsteller, wie Aristoteles (S. 4), Theophrast (S. 5), Cato (S. 6), Varro (S. 6), Columella (S. 7), Plinius (S. 7—9) und Dioskorides (S. 10) über das Geschlecht der Pflanzen. — Anschauungen des Mittelalters von der Blüte S. 11.

2. Die Zeit vom Ausgang des Mittelalters bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts 11

Die Väter der Botanik S. 12. — Erste Organologie der Gewächse S. 12. — Gesner über Blütenanalysen S. 12. — Valerius Cordus über die Fortpflanzung der Farne S. 13. — Erste mikroskopische Untersuchung der Blütenorgane durch Grew und Malpighi S. 13, 14. — Begründung der Sexualitätslehre durch Camerarius S. 14, 15. — Gegner dieser Lehre S. 15. — Bestätigung der Versuche von Camerarius in Frankreich (S. 15, 16), England (S. 16) und in Deutschland durch Gleditsch (S. 16). — Sieg der Sexualitätslehre durch Linné S. 17. — Schriften Linné's und seiner Schüler zur Lebensgeschichte der Blüte S. 17—20. — Erste Begründung der Blütenbiologie durch Kölreuter S. 20. — Kölreuter's Bastardierungsversuche S. 21. — Seine Untersuchungen und Ansichten über die Blütenorgane und die Bestäubung S. 21—32. — Kleine blütenbiologische Beiträge von Gleditsch, Medicus u. a. S. 32. — Die Blumentheorie Sprengel's S. 32—55. — Inhaltsangabe seines Hauptwerkes S. 32. — Grundgedanken der Einleitung S. 33—42.

Seite

— Anwendung der Blumentheorie auf Einzelfälle S. 42—50. — Beobachtungen Sprengel's an Salvia, Iris, Asclepiadeen, Passiflora, Papilionaceen, Viola und Orchideen S. 50—54. — Auffindung der Heterostylie S. 54, 55. — Teleologischer Standpunkt Kölreuter's und Sprengel's S. 55. — Knight's Theorie der vermiedenen Selbstbefruchtung S. 56.

KAPITEL II. Die Zeit vom Beginn des neunzehnten Jahrhunderts bis Darwin 57

1. **Allgemeiner Standpunkt der Botanik bei Beginn des Jahrhunderts** . 57
Schädigender Einfluss der Naturphilosophie auf den Fortschritt der Botanik und speciell der Blütenbiologie S. 57—59.

2. **Die Sexualität und die Bastarderzeugung** 59
Neue Angriffe auf die Sexualitätslehre durch Schelver (S. 59) und Henschel S. 60. — Henschel's Kritik an Sprengel's und Kölreuter's Beobachtungen S. 61, 62. — Die Gegenschrift von Treviranus S. 62, 63. — Henschel's angebliche Bastardierungsversuche S. 63. — Fortführung der Kreuzungsversuche Knight's in England S. 64. — Akademische Preisaufgaben über Bastarderzeugung S. 64. — Wiegmann's Versuche S. 64, 65. — C. F. Gärtner's hybridologische Arbeiten S. 65, 66. — Erste Beobachtungen über wildwachsende Hybriden S. 66.

3. **Bau der Sexualorgane und die Befruchtung** 67
Entdeckung des Pollenschlauches durch Amici S. 67. — Gleichzeitige Untersuchungen über den Bau der Samenanlagen S. 67—69. — Der Streit zwischen Schleiden und Amici über die Embryobildung S. 69. — Entdeckung der Keimbläschen durch Amici S. 69. — Widerlegung der Ansichten Schleiden's und Schacht's durch Hofmeister und Radlkofer S. 70, 71. — Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen Hofmeister's S. 72. — Arbeiten über den Bau der Anthere und der Pollenzellen S. 72, 73.

4. **Biologie und Physiologie der Blüte** 74
Beobachtungen über Blütennektarien und andere Blumeneinrichtungen (Blütenfarbe, Blütezeit) S. 74. — Physiologische Untersuchungen über die Blüte S. 75. — Wärmeentwickelung in der Blüte S. 75. — Bewegungen der Blütenteile S. 75, 76. — Kleinere Arbeiten über Blütenbestäubung von R. Brown, A. Brongniart, Ch. Morren S. 76—77. — C. F. Gärtner's Werk über die Befruchtung der vollkommenen Gewächse durch ihren eigenen Pollen S. 77—79. — Allgemeiner Umschwung in der Botanik in den Jahren 1840—60 S. 80.

5. **Morphologie der Blüte** 81
Auffassung der Blüte bei A. P. de Candolle S. 81. — Die Theorie von Schimper und A. Braun S. 81. — Braun's Schrift über die Verjüngungserscheinungen S. 81. — Seine Ansicht über das Verhältnis der vegetativen und reproduktiven Fortpflanzung S. 82. — Charakteristik der Blattformationen der Blüte nach A. Braun S. 83—85. —

Seite

Morphologische Auffassung der Blüte S. 85, 86. — Verhältnis der Morphologie zur Teratologie S. 86, 87. — Entwickelungsgeschichte der Blüte S. 87, 88. — Homologien zwischen der Blüte und den Sporangienständen der höheren Gefäfskryptogamen S. 89, 90.

6. **Neuere Forschungen zur Lehre von der Zeugung und der Artenbildung** . 90

Die Parthenogenesis S. 90, 91. — Fragen über Zeugung S. 92. — Beobachtungen von Fabre und Godron über einen samenbeständigen Aegilopsbastard S. 93. — Streit zwischen Godron, Jordan, Naudin u. a. über den Speciesbegriff S. 94. — Das Problem von der Entstehung der Arten S. 94, 95.

Zweiter Hauptabschnitt.

Die Blütenbiologie im Zeitalter Darwin's.

KAPITEL III. Wichtige Einzelforschungen in den Jahren 1858—67 . 96

1. **Die ersten bahnbrechenden Arbeiten Darwin's (1858—62) und ihr wissenschaftlicher Einfluss** 96

Darwin's Satz über die Nachteile fortgesetzter Selbstbefruchtung S. 96. — Beobachtungen und Versuche Darwin's über heterostyle Pflanzen S. 97. — Sein Orchideenwerk S. 98—100. — Einwände von Treviranus (S. 101) und Mohl (S. 101, 102) gegen Darwin's Schlussfolgerungen. — Allgemeiner Standpunkt der Blütenbiologie im Anfang der sechziger Jahre nach Fournier's Schrift über die Befruchtung der Phanerogamen S. 102—108.

2. **Ergänzende Einzelforschungen (1863—67)** 108

Darwin's weitere Beobachtungen über heterostyle Pflanzen S. 108 bis 110. — Bestätigung und Ergänzung derselben durch Hildebrand, Scott, M. Kuhn u. a. S. 110—114. — Neue Beobachtungen über Orchideen S. 114—117. — Hildebrand's Versuche über die doppelte Wirkung des Pollens (S. 117) und die Befruchtung der Orchideen (S. 117 bis 118). — Beobachtungen Rohrbach's an Epipogon (S. 118—121) und H. Müller's an westfälischen Orchideen (S. 121—124). — Beobachtungen Delpino's und Hildebrand's über die Bestäubungseinrichtungen der Asclepiadeen, Apocyneen, Leguminosen und anderer Pflanzen S. 124—135. — Hildebrand's Arbeiten über die Befruchtung der Salvia-Arten (S. 136—38) und von Aristolochia (138, 139). — Beobachtungen Fritz Müller's an brasilianischen Blumen S. 139, 140. — Blütenbiologische Mitteilungen Buchenau's (S. 140, 141) und Englers S. 142.

KAPITEL IV. Zusammenfassende Arbeiten aus den Jahren 1867—75 . 143

Hildebrand's Schrift über die Geschlechterverteilung der Pflanzen S. 145—151. — Die ähnliche Arbeit von Severin Axell S. 151—154. — Delpino's Beobachtungen über Fremdbestäubung (Dichogamie)

Seite

S. 154—61. — Seine Einteilung der Pflanzen nach ihrer Befruchtungsart S. 161, 162. — Die ersten Schriften Hermann Müller's zur Biologie der Insekten S. 162—64. — Müller's erstes Hauptwerk über die Befruchtung der Blumen S. 164—67. — Seine Einteilung der Blumeneinrichtungen nach ihren Anlockungs- und Ausschlussmitteln S. 167—77. — Delpino's weitere Beobachtungen über Fremdbestäubung (Dichogamie) S. 177, 178. — Seine Einteilung der Blumen nach ihrer Anpassung an bestimmte Besucherklassen S. 179—181. — Seine Einteilung der Blumen nach ihren Bestäubungseinrichtungen S. 181—190. — Rückblick S. 191.

KAPITEL V. Die letzten blütenbiologischen Werke Darwin's (1876, 1877) . 192

Ältere Beobachtungen über selbststerile Pflanzen S. 193. — Darwin's Werk über Selbstbefruchtung und Kreuzung S. 194. — Methode seiner Versuche S. 194, 195. — Fruchtbarkeitstabellen A—G: S. 195—199. — Folgerungen aus den Tabellen S. 199—202. — Verhältnis von Kreuzung und Selbstbefruchtung S. 202, 203. — Liste von selbststerilen Pflanzen S. 203, 204. — Liste von selbstfertilen Pflanzen S. 204, 205. — Mittel der Kreuzbefruchtung S. 205. — Innere und äussere Ursachen der Unfruchtbarkeit bei Selbstbefruchtung S. 206. — Überwiegende Wirkung des fremden Pollens über den eigenen S. 207. — Entstehung der Bestäubungs- und Geschlechtseinrichtungen S. 208, 209. — Gewohnheiten der blumenbesuchenden Insekten S. 209. — Darwin's Werk über die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen der nämlichen Art S. 210. — Beobachtungen über heterostyle Pflanzen S. 210. — Fruchtbarkeitstabellen H bis K: S. 210—218. — Folgerungen aus den Tabellen S. 218—221. — Beobachtungen über hybride Primeln S. 221. — Darauf bezügliche Tabellen L und M: S. 221—225. — Folgerungen S. 226—228. — Vererbung des lang- und kurzgriffligen Blütencharakters S. 228. — Darauf bezügliche Tabelle N: S. 229. — Nachkommenschaft trimorpher Pflanzen S. 229. — Darauf bezügliche Tabelle O: S. 230. — Biologische Erläuterung des Trimorphismus S. 231—235. — Überlieferung der drei Blütenformen nach Darwin und Hildebrand S. 235—238. — Darauf bezügliche Tabelle P: S. 239, 240. — Hildebrand's neuere Untersuchungen über Oxalis S. 240, 241. — Versuch einer Deutung des Trimorphismus S. 241—246. — Darwin's Beobachtungen und Ansichten über Geschlechterverteilung (S. 247) und Kleistogamie (S. 248). — Fruchtbarkeitstabelle Q für kleistogame Pflanzen S. 249. — Weitere Angaben über Kleistogamie S. 250—252. — Bedeutung der Darwin'schen Theorie und der Blumentheorie H. Müller's S. 253, 254.

KAPITEL VI. Ergänzende Forschungen von Hermann und Fritz Müller, Delpino und Hildebrand bis zum Jahre 1882 255

Die Schriften Hermann Müller's S. 255. — Seine Arbeiten über blumenbesuchende Insekten (S. 256) und über Alpenblumen (S. 256, 257). — Seine Unterscheidung der Blumenanpassungsstufen S. 257 bis 264. — Müller's Arbeiten über Variationen des Blütenbaues und

Seite

der Geschlechterverteilung (S. 265—269), über Heterantherie u. a. (S. 269—70). — Kurze Charakteristik seiner Gesamtleistungen für die Blütenbiologie S. 270, 271. — Die Forschungsrichtung und die Schriften von Fritz Müller S. 271—274. — Die Forschungsrichtung und die Schriften Delpino's S. 274. — Seine allgemeine Naturauffassung S. 274—276. — Seine Einteilung der Blumeneinrichtungen S. 277—279. — Seine biologischen Untersuchungen über einige Pflanzenfamilien, wie Marantaceen (S. 279—282), Smilaceen (S. 282, 283), über extraflorale Nektarien (S. 283, 284), über Wasserpflanzen u. a. (S. 284). — Seine Ideen über geographische Blumenforschung S. 284—285. — Die Forschungsrichtung und die Schriften Hildebrand's S. 285—290.

KAPITEL VII. Ausbau auf den verschiedenen Gebieten der Blütenbiologie bis zum Jahre 1882 291

1. Allgemeine Blüteneinrichtungen 291

Blütenanatomisches. Bau der Nektarien (S. 291, 292), der Pollenzellen (S. 292, 293), des Narbengewebes u. a. (S. 293, 294). — Physiologisches. Der Befruchtungsvorgang S. 294, 295. — Parthenogenesis S. 296.

Sexualeinrichtungen. Geschlechterverteilung und Sexualvariation S. 297. — Geschlechtsdifferenzierung u. Bestäubung der Feigenbäume S. 298—302. — Heterostylie S. 302—308. — Kleistogamie S. 308—312. Selbststerile Pflanzen S. 312—314. — Selbstfertile Pflanzen S. 314, 315. — Kultur- und Bestäubungsversuche S. 315—318. — Verhältnis von Kreuzung und Selbstbefruchtung S. 318—321.

Allgemeiner Standpunkt der Blütenbiologie im Zeitalter Darwins. Einteilung der Bestäubungs- und Befruchtungsarten (Autogamie, Allogamie, Geitonogamie, Autokarpie etc.) nach Errera und Gevaert S. 321—323. — Variation der Blütenstruktur bei nahverwandten Pflanzenarten S. 323, 324. — Einteilung der Sexual- und Bestäubungsvariationen S. 324—327. — Ansichten über den Ursprung der Blumeneinrichtungen im Zeitalter Darwin's 328—332.

Anlockungsmittel der Blumen. Der Ursprung der Blumenfarben S. 332. — Theorie von H. Müller über denselben S. 333—335. — Farben und Insektenbesuch der verschiedenen Blumenkategorien S. 335—340. — Blumenstatistisches S. 340—342. — Phylogenetischer Beweis Müller's für seine Blumenfarbentheorie S. 343, 344. — Ontogenetischer Beweis S. 345—347.

Schutzmittel der Blumen. Schutzmittel des Pollens nach A. von Kerner S. 348—352. — Schutzmittel gegen unberufene Blumengäste S. 353—358. — Ansichten A. von Kerner's über blütenbiologische Fragen S. 358—361. — Ansichten von Kuntze S. 361—364.

2. Specielle Bestäubungseinrichtungen 366

Ornithophile Blumen S. 366—368. — Bestäubungseinrichtungen von Araceen (S. 368, 369), Orchideen (S.369, 370) Asclepiadeen (S. 370). — Insektenfangende Blüten S. 370, 371. — Bestäubungseinrichtung von Yucca und die Lebensweise der Yuccamotte S. 371, 372. —

Seite

Bestäubungseinrichtungen von Liliaceen, Palmen, Zingiberaceen, Melastomaceen, Sterkuliaceen, Rutaceen, Lobeliaceen, Akanthaceen, Scrophulariaceen, Labiaten und anderen Pflanzen S. 372—75. — Bestäubungseinrichtungen der Wasserpflanzen S. 375.

3. Körperausrüstung und Lebensgewohnheiten der Blumenbesucher . 376

Hymenopteren S. 377. — Blumenauswahl der Bienen S. 383—385. — Farbenauswahl derselben S. 385—389. — Übrige Hymenopteren S. 389—391. — Lepidopteren S. 391, 392. — Blumen- und Farbenauswahl derselben S. 393—395. — Dipteren S. 395. — Blumen- und Farbenauswahl derselben S. 396, 397. — Einrichtungen der Fliegenblumen S. 397, 398. — Koleopteren S. 398, 399. — Blumenauswahl derselben S. 400.

4. Blütenbiologische Floristik (Blumengeographie) 401

Delpino über die Blumeneinrichtungen von Nowaja-Semlja und Spitzbergen S. 401, 402. — Wallace über die Beziehungen zwischen der Flora von oceanischen Inseln und deren Insektenarmut S. 402. — Thomsons Untersuchungen über die Blumenwelt Neu-Seelands S. 402, 403. — Behrens über die Frühlingsflora von Spiekeroog S. 404. — Beziehungen zwischen Blumenwelt und Fauna in tropischen Gebieten S. 404. — Blütenbiologische Lokalstudien in England, Nordamerika, Italien, den Niederlanden u. a.: S. 405, 406. — Schluss S. 406, 407.

Register . 408

Einleitung.

Die Aufgabe der Blütenbiologie ist eine doppelte. Einerseits untersucht sie die morphologischen Ausrüstungen und physiologischen Vorgänge des Pflanzenkörpers, die mit der Bestäubung der Blüten in Zusammenhang stehen. Andrerseits hat sie die zahlreichen Wechselbeziehungen aufzuklären, die zwischen den Blüteneinrichtungen und der Wirkungsart der die Bestäubung vermittelnden Agentien, wie vor allem der blumenbesuchenden Insekten, stattfinden. Zur Erkenntnis dieser doppelten Aufgabe ist die Blumenforschung erst gelangt, nachdem ihr durch die Ausbildung der wissenschaftlichen Botanik überhaupt eine sichere Grundlage gegeben war. Sie ist also ein durchaus moderner Zweig des botanischen Wissens und hat erst in neuerer Zeit den Umfang ihrer Erfahrungen und Theorien derart ausgedehnt, dass sie Anspruch auf den Namen einer besonderen Disciplin erheben kann.

Auf welchen Wegen die Blütenbiologie ihren gegenwärtigen Inhalt gewonnen hat, und welche Untersuchungen vorzugsweise zu ihrem neuerdings so staunenswerten Aufschwunge beigetragen haben, soll in vorliegendem Buche an der Hand der litterarischen Quellen und unter Rücksicht auf die Berührungspunkte der Blumenforschung mit anderen botanischen Disciplinen, wie der Morphologie, Physiologie und Systematik, ausführlich geschildert werden.

Da gewisse Erfahrungen über den Zusammenhang der Bestäubung mit der Bildung von Früchten bereits bei den Kulturvölkern des Altertums nachweisbar sind, so beginnt unsere Darstellung mit diesen alten Überlieferungen, um sich dann nach einem Streifblick auf die mittelalterliche Botanik sofort der Neuzeit und speziell der Geschichte der Blütenbiologie im Zeitalter Darwins zuzuwenden.

Einleitung.

Die Aufgabe der Blütenbiologie ist eine doppelte. Einerseits untersucht sie die morphologischen Einrichtungen und physiologischen Vorgänge des Pflanzenkörpers, die mit der Bestäubung der Blüten in Zusammenhang stehen. Andrerseits hat sie die zahlreichen Wechselbeziehungen aufzudecken, die zwischen den Blumeneinrichtungen und der Wirksamkeit der die Bestäubung von [illegible] Agentien, wie vor allem der blumenbesuchenden Insekten, stattfinden. Zur Lösung dieser doppelten Aufgabe ist die Naturbeobachtung erst befähigt, nachdem ihr durch die Ausbildung der wissenschaftlichen Botanik überhaupt eine sichere Grundlage gegeben war. Sie ist eben ein durchaus moderner Zweig des botanischen Wissens und hat erst in neuester Zeit den Umfang ihrer Erfahrungen und Theorien derart erweitert, dass sie Anspruch auf den Namen einer besonderen Disziplin erheben kann.

Auf welchem Wegen die Blütenbiologie ihren gegenwärtigen Inhalt gewonnen hat, und welche Wandlungen ihre [illegible] [illegible] [illegible] Anschauungen [illegible] haben, soll in vollständigem Rahmen an der Hand der [illegible] Quellen und unter Rücksicht auf die Beziehungspunkte der Blumenbiologie mit anderen botanischen Disziplinen, wie der Morphologie, Physiologie und Systematik, ausführlich geschildert werden.

Da gewisse Erfahrungen über den Zusammenhang der Bestäubung mit der Bildung von Früchten bereits bei den Kulturvölkern des Altertums nachweisbar sind, so beginnt unsere Darstellung mit diesen alten Überlieferungen, um sich dann nach einem Streifblick auf die mittelalterlichen Botaniker der Neuzeit und speziell der Geschichte der Blütenbiologie im Zeitalter Darwins zuzuwenden.

[illegible library stamp]

Erster Hauptabschnitt.
Anfänge und allmähliche Ausbildung der Blütenbiologie bis Darwin.

Kapitel I.
Die Zeit bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts.

1. Anschauungen des Altertums und Mittelalters über die Bestäubung und das Geschlecht der Pflanzen.

Wohl das älteste Dokument, das von legendenhaften Vorstellungen über die Befruchtung eines Kulturbaums Zeugnis giebt, ist eine altassyrische Reliefdarstellung, die von Layard bei Nimrud ausgegraben wurde, und deren Alter auf 3—4000 Jahre zu schätzen ist. Das Bild zeigt zwei adlerköpfige, vierflüglige Cherubsgestalten, die zu beiden Seiten einer zapfentragenden Säule (oder eines Baumgebildes?) stehen und in erhobener Hand einen Zapfen halten. Ähnliche Darstellungen wurden auch an anderen Orten Mesopotamiens gefunden und sind zuerst von E. B. Tylor (The Fertilisation of the Date-Palm in Ancient Assyria, cit. nach Bot. Jahresb. 1890, I, p. 529) gedeutet worden. (Vergl. C. Sterne in Prometheus II, p. 675—678). Das erwähnte Pflanzengebilde soll nach ihm eine weibliche Dattelpalme vorstellen, deren Blüten durch die Hand des Cherubs mit Blütenstaub aus dem männlichen Zapfen überschüttet, d. h. bestäubt werden, um dadurch Befruchtung zu bewirken. „Die ganze Darstellung — schreibt C. Sterne (a. a. O.) — deutet allem Anschein nach auf eine Legende hin, nach welcher göttliche Wesen den Menschen gelehrt haben, die Dattelpalme, welche den wertvollsten Fruchtbaum Mesopotamiens darstellt, durch künstliche Befruchtung noch fruchtbarer zu machen, als wenn die Bestäubung dem Winde überlassen bleibt.“ Auch Herodot (nach W. Behrens, Die Ansichten der Griechen und Römer über die Sexualität der Pflanzen, in Flora

BAYERISCHE STAATS- BIBLIOTHEK MUENCHEN

1881, p. 149 und p. 152, Anm. 14*) erwähnt die künstliche Bestäubung der Dattelpalme bei den Babyloniern, und noch gegenwärtig wird sie von den Bewohnern Arabiens und der nordafrikanischen Oasen durch Bestreuung der weiblichen Zapfen mit Blütenstaub ausgeübt**). Auch aus dem altsemitischen Kulturkreise Syriens, dem nach Graf Solms-Laubach die Fruchtveredelung des Feigenbaumes zuerst gelungen ist, sind einige alte Überlieferungen über Blütenbestäubung erhalten. Eine wichtige Schriftstelle darüber findet sich nach Reynier und Graf Solms (vergl. Die Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums, p. 75) im Buche Amos, das aus dem 7. Jahrhundert stammen soll; der Prophet nennt sich daselbst „bôlēs schiqmîm“, was nach Solms jemanden bedeutet, der an der Sykomore (balas = wilde Feige) eine Operation besorgt, ähnlich derjenigen, die am Feigenbaum üblich ist.“ Welche Operation damit gemeint ist, kommt hier nicht weiter in Betracht, da nach dem angeführten Gewährsmann jedenfalls ein die Fruchtreife des Feigenbaums förderndes Verfahren angedeutet wird.

Auf derartigen Überlieferungen von der Fruchterzeugung der Dattelpalme und des Feigenbaums, die vom Orient aus nach Griechenland und später auch nach Italien gelangten, fufsen die Anschauungen des klassischen Altertums über das Geschlecht der Pflanzen. Aristoteles nimmt bei den Pflanzen im Gegensatz zu den getrenntgeschlechtigen Tieren eine Vermischung der Geschlechtscharaktere an, indem er (nach Meyer, Gesch. d. Bot. I, p. 55) dem Verse des Empedokles

Eier auch legen die Bäume, die stämmigen, erst die Olive

folgende Worte vorausschickt (De generatione animalium l. I, c. 23, cit. nach Meyer a. a. O.): „Bei allen Tieren also, welche Ortsbewegung haben, ist das Weibliche von dem Männlichen ge-

*) Behrens teilt a. a. O. die Stelle aus Herodot mit, nach der „die Griechen diejenigen Exemplare der Palme als männlich bezeichneten, deren Früchte man auf den fruchttragenden Palmbäumen befestigte, damit letzterer Frucht durch ein hineinkriechendes Insekt (ψήν) gereift werde und nicht von den Bäumen abfalle; die männlichen Palmen trügen nämlich psenes gerade so wie die wilden Feigen (ὄλυνθοι, caprifici).“ Hier liegt also eine Verwechselung mit der am Feigenbaum vorgenommenen „Kaprifikation“ vor, die weiter unten mehrfach zu erwähnen sein wird.

**) Das Verfahren wird z. B. von Cosson und Jamin (De la culture du dattier dans les oasis des Ziban. Bull. Soc. bot. d. Fr. II) beschrieben.

trennt; ein Tier ist männlich, das andere weiblich, doch beide gleicher Art, wie beiderlei Menschen. Bei den Pflanzen dagegen sind diese Kräfte vermischt, und das Weibliche vom Männlichen nicht getrennt, so dafs sie aus sich selbst zeugen, und keinen Befruchtungsstoff, sondern die Empfängnis ausscheiden, die man den Samen nennt". In diesen Worten schimmert offenbar eine Ahnung des Zwitterverhältnisses hindurch, ohne zu klarem Ausdruck zu gelangen. An einer anderen Stelle beschreibt Aristoteles (Hist. anim. l. V, c. 32) das Verfahren der Kaprifikation, bei der die reifen, mit Feigenwespen erfüllten Früchte (d. h. Blütenstände) des Kaprifikus (d. h. des männlichen Baums) auf Zweige des kultivierten Baums (d. h. der weiblichen Exemplare) gehängt wurden, damit die ausschwärmenden Insekten in die Früchte des weiblichen Baums hineinkriechen und das Abfallen derselben verhindern sollten. Des Aristoteles Schüler Theophrastos bespricht ebenfalls (Hist. plantar. II, c. 8. Ex recogn. Fr. Wimmeri I, p. 49) die Kaprifikation der Feigen und die Bestäubung der Dattelpalmen. Bezüglich ersterer ist er der Meinung (s. Solms a. a. O., p. 27), dass die Feigen durch die Wespen geöffnet würden, um der Luft freien Zutritt in das Innere der Frucht zu gestatten und dadurch ihre Reife zu beschleunigen. Über die Dattelpalme sagt er*) (Hist. plant. l. II, c. 8, 4): „Bei den Dattelpalmen (zu ergänzen: hilft gegen das Abfallen der Früchte) die (Verbindung) der männlichen mit den weiblichen Bäumen. Denn diese (d. h. die männlichen) sind es, die bewirken, dass die Früchte sitzen bleiben, was einige des ähnlichen Verfahrens wegen kaprifizieren (*ὀλυνθάζειν* von *ὄλυνθος* wilde Feige) nennen. Es geschieht dies auf folgende Weise. Wenn der männliche Baum blüht, schneidet man den Kolben, auf dem die Blüten sitzen, so wie er ist, ab und schüttelt die Wolle, Blüten und Blütenstaub auf die Frucht des weiblichen Baums; wenn ihm diese Behandlung zu teil geworden, behält er die Früchte und verliert sie nicht. Es scheint in beiden Fällen (der andere Fall ist das Kaprifizieren) für die weiblichen Bäume ein Hilfsmittel in den männlichen zu liegen: denn weiblich heifst der fruchttragende (Baum), doch hier (bei den Palmen) findet eine Art Mischung statt, dort (bei dem Feigenbaum) geschieht es auf andere Weise." An einer anderen

*) Die folgende Übersetzung verdanke ich der Güte meines verehrten Freundes, Herrn Professor Edm. Meyer vom Luisengymnasium in Moabit.

Stelle (De caus. plantar. l. II, c. 9. Ex recogn. Fried. Wimmeri, p. 66, 67) vergleicht Theophrast die Bestäubung der Dattelpalme mit der Bespritzung des Fischrogens durch das männliche Sperma*).

Trotz dieser im ganzen nicht unzutreffenden Ansicht über die Fruchtbildung der Dattelpalme ist Theophrast nicht zu einer richtigen Auffassung der Zeugung bei den Pflanzen gelangt, wie ihm (nach Behrens a. a. O., p. 162) auch die Kenntnis von dem wahren Verhältnis zwischen Blüte und Frucht fehlte. Nach dem gewöhnlichen Gebrauche bezeichneten die Griechen von zwei sehr ähnlichen Pflanzen die stärkere und blattreichere als männlich, die schwächere und fruchtreichere als weiblich, — eine Bezeichnungsweise, die auch in späterer Zeit mehrfach wiederkehrt. (Vergl. Meyer, Gesch. d. Botanik I, p. 55, 56.)

Bei den Römern knüpfte sich der Erwerb botanischer Erfahrungen fast ausschliefslich an praktische Landwirtschaft und Obstbau an, die bei ihnen von alters her in hohem Ansehen standen. Der älteste römisch-landwirtschaftliche Schriftsteller Marc. Porc. Cato (234—149 v. Chr.) erwähnt in seiner Schrift de re rustica weder das Geschlecht der Pflanzen noch die Kaprifikation des Feigenbaums, obgleich er über Kultur, Aussaat und Fruchtreife des letzteren mehrere Angaben macht. Marc. Ter. Varro (117—26 v. Chr.) spricht von schlafferen, weicheren Pflanzen wie ficus, vitis u. a. als weiblichen, von strafferen und härteren wie palma, olea, cupressus als männlichen. (De re rustica l. I, c. 41); über den Feigenbaum giebt er (l. I, c. 40) an, dass er besser aus Stecklingen als aus den winzigen Samen erzogen werde, ausgenommen, wenn die Samenfeigen über das Meer z. B. aus Chios, Chalcidice, Lydien oder Afrika bezogen würden. (Vergl. Meyer, Geschichte d. Botanik I, p. 368.) Vielleicht ist hierin die Erfahrung angedeutet, dass die nicht kaprifizierten

*) Diese Stellen zeigen nicht nur eine viel richtigere Auffassung des Sachverhalts bei Theophrast, als die von Herodot vorgebrachte, sondern gestatten auch eine wahrscheinliche Erklärung für den Irrtum des letzteren, der durch das nach Theophrast auch bei der Dattelpalme verwendete Wort ὀλυνθάζειν veranlasst sein mag. Vergl. auch Behrens a. a. O., p. 162, dessen Übersetzung von der obigen in einigen Punkten wesentlich abweicht; er übersetzt z. B. den Schluss folgendermafsen: Es scheint aber auf zweierlei Weise die männliche Blüte der weiblichen zu nützen (denn weiblich nennt man die fruchttragende Palme): entweder durch Begattung oder auf andere Weise.

Feigen keimungsunfähige, taube Samen produzieren*). L. Jun. M. Columella, der seine berühmte Schrift über Landwirtschaft in zweiter Ausgabe gegen 65 n. Chr. (vergl. Meyer a. a. O. II, p. 62) verfasste, ist der erste römische Schriftsteller, der das Kaprifizieren der Feigen kennt; er giebt aber irrtümlicherweise nach Solms (a. a. O., p. 87) als geeigneten Zeitpunkt dafür den Monat August statt des Juni an. Graf Solms vermutet deshalb eine dem Columella untergelaufene Verwechselung der Kaprifikation mit dem jetzt in Italien als ogliazione bezeichneten Verfahren, das in der That im August kurz vor der Reife der Feigen vorgenommen wird und darin besteht, mittelst einer in Öl getauchten Nadel, eines Messerchens oder auch mit dem Finger Öl auf die enge Fruchtmündung der Feigen zu bringen (a. a. O., p. 76).

Der Kompilator C. Plinius Secundus, der seine Naturgeschichte zwischen 77—78 n. Chr. vollendete (vergl. Meyer a. a. O. II, p. 124) und darin die Angaben seiner Vorgänger sehr vollständig, aber kritiklos zusammenstellte, lieferte im genannten Werke neben den Schriften des Aristoteles und Theophrast die Hauptquelle, aus der in den folgenden Jahrhunderten die naturhistorischen Schriftsteller ihre Anschauungen über das Geschlecht der Pflanzen und den Vorgang der Befruchtung schöpften. Aus diesem Grunde teilen wir einige hierher gehörige Hauptstellen seines Werkes in wörtlicher Übersetzung (von Ch. F. L. Strack, Bremen 1853—55) mit. Über das Pflanzengeschlecht im Allgemeinen äufsert Plinius (l. XIII, c. 7) sich folgendermafsen: „Bei den Bäumen oder vielmehr bei Allem, was die Erde hervorbringt, sogar bei den Kräutern, findet sich nach Versicherung der sorgfältigsten Beobachter der Natur ein zweifaches Geschlecht.“ Über die Dattelpalme sagt er an derselben Stelle (s. Strack a. a. O. II, p. 34—35): „Der männliche Palmbaum blüht an einem Ausschuss, der weibliche aber treibt eine ährenförmige Traube ohne Blüte; bei beiden aber bildet sich zuerst die fleischige Frucht und dann erst das Holzige im Innern,

*) Nach Graf Solms (Die Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums, Göttingen 1882, p. 86) ist nämlich die Kaprifikation in Nord- und Mittelitalien niemals üblich gewesen, während sie auf den griechischen Inseln, an der Küste Nordafrikas und Südspaniens, in Sicilien, Malta u. s. w. — also gerade an den von Terentius Varro bezeichneten Stellen, von denen nach seiner Angabe Feigen mit keimfähigen Samen bezogen werden mussten, — seit ältester Zeit im Schwunge war.

d. h. der Samenkern.“ Einige Zeilen weiter heifst es: „Übrigens versichert man, dass die weiblichen Palmen in einem von selbst gewachsenen Walde ohne männliche nicht tragen, und dass stets mehrere um eine männliche stehen und dieser mit ihrer ihnen schmeichelnd zugeneigten Belaubung zunicken.*) Die männliche Palme stehe dazwischen mit aufwärtsgerichteten Zweigen und befruchte durch ihren Aushauch, ja durch ihren Anblick und ihren Staub die übrigen. Werde sie abgehauen, so würden die verwitweten unfruchtbar. Und so stark ist ihr Liebestrieb, dass die Menschen deshalb auf eine künstliche Befruchtung gedacht haben, und man die weiblichen mit der Blüte und dem Wollhaare der männlichen, bisweilen auch nur mit deren Blütenstaub in Verbindung bringt.“ Auch an zahlreichen anderen Stellen werden Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Bäumen gemacht; so heifst es von den Nadelhölzern larix und picea (l. XVI, c. 19): „Der männliche Baum ist kleiner und härter, der weibliche schlanker, hat auch fettigere, einfache und nicht so steife Nadeln. Das Holz der männlichen Bäume ist hart, und zeigt sich bei der Verarbeitung gedreht, das der weiblichen ist weicher, wie dies schon gleich beim Gebrauch der Axt in die Augen fällt, vermittelst deren man bei allen Arten den männlichen Baum erkennt; denn dieser lässt die Axt nicht so leicht eindringen, spaltet mit lauterem Schall und lässt dieselbe schwerer wieder los. Das Holz der männlichen Bäume ist gedrehter und die Wurzel dunkler“ (s. Strack II, p. 126). Im folgenden Kapitel wird von der Eibe (taxus), die, nach Plinius, von allen Nadelhölzern allein Beeren trägt, ausdrücklich hervorgehoben, dass „die Frucht des männlichen Baumes schädlich ist; denn in den Beeren ist namentlich in Hispania ein Gift enthalten.“ Auch die Linde hat, nach Plinius (l. XVI, c. 25), ein doppeltes Geschlecht: „Bei der Linde unterscheiden sich der männliche und der weibliche Baum auf alle Weise. Das Holz der männlichen ist nämlich hart, brauner, knotig und stärker riechend, auch die Rinde ist dicker und, abgerissen, nicht biegsam. Sie trägt weder Samen noch Blüten, wie die weibliche, von welcher der Stamm dicker und das Holz weiss und

*) Diese Stelle scheint Veranlassung gegeben zu haben, dass spätere Dichter, wie Claudianus (De nuptiis Honorii et Mariae), im vierten Jahrhundert und noch am Ende des 15. Jahrhunderts Giov. Pontano die Liebe der Palmen besangen (s. Fournier, De la fécondation dans les Phanérogames. Paris 1863, p. 7).

vortrefflich ist." (Strack a. a. O. II, p. 129.) Über die Bäume wird im allgemeinen gesagt (l. XVI, c. 47): „Auch das Geschlecht macht einen Unterschied; namentlich tragen die männlichen Bäume nicht. Manche behaupten freilich, indem sie den Geschlechtsunterschied verwechseln, gerade die Früchte tragenden seien die männlichen Bäume. Auch das Dichtstehen befördert die Unfruchtbarkeit." (Strack II, p. 139). Übereinstimmend damit wird die „männliche" Cypresse (l. XVII, c. 14) und die „männliche" terebinthus (XIII, c. 12) als nicht fruchttragend bezeichnet; dagegen soll die „männliche" rhus in Syrien Samen tragen, während die „weibliche" unfruchtbar ist. (Strack II, p. 39.) „Ob der männliche oder weibliche Baum des unedo (Erdbeerbaum) unfruchtbar sei, darüber ist man nicht einig" (l. XV, c. 28). Von den Rüben (XVIII, c. 33) heifst es: „Die Griechen nehmen vorab zwei Geschlechter bei ihnen an, das männliche und das weibliche, die aus demselben Samen durch die verschiedene Weise der Ansaat entstehen sollen; bei dichterer Ansaat und in schwererem Boden nämlich sollen sie männlich werden." (Strack II, p. 253.) Schliefslich sei noch die Ansicht des Plinius über die Fruchtbildung des Feigenbaumes (l. XV, c. 21) mitgeteilt. „Es giebt unter den Feigenbäumen eine Art, den sog. Kaprifikus, der niemals reife Früchte trägt, aber das, was er selbst nicht vermag, bei anderen zu stande bringt, weil ein natürlicher Zusammenhang zwischen den Ursachen stattfindet und selbst aus der Fäulnis sich wieder etwas erzeugt. Dieser also erzeugt ein geflügeltes Insekt, das, da es seine Nahrung am Mutterstamme bei der eklen Fäulnis der Früchte desselben nicht findet, auf den verwandten Baum herüberfliegt, hier durch wiederholte Bisse, um rasch seine Nahrung zu finden, ein Loch an deren Oberfläche bildet, durch welches es nicht nur selbst eindringt, sondern auch der Sonne und der alles reifenden, warmen Luft freien Zugang verschafft. Hier zehrt es nun den milchigen Saft, gleichsam die Kindesnahrung der Frucht, auf, welcher sich freilich auch ohne sie von selbst verzehren würde. Aus diesem Grunde setzt man auch einen wilden Feigenbaum je nach der Richtung des Windes an die Feigenanpflanzungen, damit der Luftzug die ausfliegenden Insekten nach den Feigen führe. Man ist dadurch sogar darauf gekommen, derartige Zweige von anderen Orten herzuholen und in Bündeln auf die Feigenbäume zu legen. Dies hat man freilich auf magerem und den Nordostwinden ausgesetztem Boden nicht nötig, weil in dieser

Lage die Feigen von selbst trocknen und die Urkraft hier durch Risse dasselbe bewirkt, was anderswo durch die Arbeit der Insekten geschieht; auch da nicht, wo viel Staub ist, was besonders der Fall ist, wenn der Baum an einem viel begangenen Wege steht; denn auch der Staub hat die Kraft zu trocknen und den Milchsaft aufzuzehren. Man hat bei diesem Verfahren, geschehe es nun durch den Staub oder durch die Kaprifikation, den Vorteil, dass die Feigen nicht abfallen, weil durch beides der Frucht der Saft entzogen wird, der sie trotz seiner Feinheit durch seine Schwere leicht abfällig macht.“ (Strack a. a. O. II, p. 103—104.)

Als letzter klassischer Zeuge über die Sexualität der Pflanzen verdient des Plinius Zeitgenosse Dioskorides Erwähnung, dessen griechisch geschriebene Arzneimittellehre auf dem Gebiete der speziellen Botanik im Altertum von ähnlicher Bedeutung war, wie die Schriften des Theophrast auf dem der allgemeinen Pflanzenkunde, und für spätere Jahrhunderte die Hauptquelle für die Kenntnis der Arzneipflanzen bildete. (Vergl. Meyer a. a. O. II, p. 96—117.) Naturgemäfs giebt sein in erster Linie pharmakologisches Werk nur wenig Gelegenheit, seine Anschauungen über die biologischen Verhältnisse von Blüte und Frucht kennen zu lernen, da er über diese Teile in seinen Pflanzenbeschreibungen meist flüchtig hinwegeilt. Über das Geschlecht der Pflanzen scheint er eine von der Auffassung des Plinius abweichende Ansicht gehabt zu haben, indem er z. B. bei anagallis (l. II, c. 173) die blaue Varietät als weiblich, die rote als männlich, bei verbascum (l. IV, c. 99) eine weifsblühende Art als weiblich, eine gelbblühende als männlich bezeichnet u. s. f.

Diese flüchtigen Andeutungen genügen, um erkennen zu lassen, wie schwankend die Anschauungen des Altertums über das Geschlecht und die Befruchtung der Pflanzen waren; es fehlte vor allem die deutliche Einsicht, welche Blütenteile die männlichen und weiblichen Zeugungsorgane der Pflanze bilden, und in welcher Weise dieselben auf die Individuen verteilt sind; das so häufig vorkommende Zwitterverhältnis blieb infolge dessen ganz unbeachtet, und die Ausdrücke männlich und weiblich wurden teils auf wirklich getrenntgeschlechtliche Pflanzenexemplare, wie der Dattelpalme, teils in übertragenem Sinne auf Wuchsunterschiede bezogen, die mit der Verteilung der Geschlechtsorgane nichts zu thun haben. Noch heute bezeichnet in ähnlicher Weise die Volksanschauung die kräftigere, weibliche Hanfpflanze als „Hamp“, die

schlanker und niedriger wachsende männliche als „Hämpinne" (vergl. Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg, p. 611) und verwechselt damit das thatsächliche Geschlechtsverhältnis in derselben Weise, wie es die Griechen und Plinius thaten.

Auch das Mittelalter machte keine wesentlichen Fortschritte in der Erkenntnis der pflanzlichen Zeugungsorgane, indem die Schriftsteller meist die Angaben des Aristoteles, Theophrast oder Plinius über das Geschlecht und die Befruchtung der Gewächse nachschrieben. Ansätze zu selbständiger Naturbeobachtung finden sich jedoch z. B. in einem botanischen Werke des Dominikanermönches Albertus Magnus (De vegetabilibus et plantis libri VII, vergl. Meyer, Gesch. d. Bot. IV, p. 35—78), in dem derselbe u. a. auch über die Erzeugung und die Natur der Blüten (a. a. O., p. 54) redet; die Blume bezeichnet er ganz treffend als Anzeichen („indicium") der Frucht, vermutet in dem Kelch („Schote oder Schlauch") eine Schutzdecke für die zarten Blumenblätter und beachtet auch die Staubgefäſse, deren Beutel er als eine Versammlung von Körnern beschreibt, die dem Boden der Blüten bald in grosser, bald in geringer Zahl eingefügt sind. Von Blumengestaltungen einheimischer Pflanzen führt er als ihm auffallend die „Adlerform" der Akeleiblüte, sowie die Lippen-, Glocken- und Sternform an, und beschreibt einige Blüten, z. B. die der Feldrose (s. Meyer a. a. O., p. 74), ausführlicher, indem er von letzterer hervorhebt, dass ihre Kelchzipfel nur an dem übergreifenden Rande mit einem „Barte" versehen sind, und dass ihre Kelch- und Blumenblätter, wie bei vielen Blüten mit Kelch und Krone überhaupt, miteinander abwechseln; den mützenförmig abfallenden Teil der Rebenblüte vergleicht er nicht unpassend mit der Haube der Moose (a. a. O., p. 74). Diese von der naiven Naturanschauung des Mittelalters zeugenden Andeutungen beweisen uns, dass auch während der Zeit tief daniederliegenden Forschungstriebes die eingehende Betrachtung der Blumen einen selbständigen Geist, wie den Alberts des Groſsen, nachhaltig anregte. Freilich sind seine Beobachtungen für den Fortschritt des Wissens ohne sichtliche Wirkung geblieben.

2. Vom Ausgang des Mittelalters bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts.

Die Erneuerung der botanischen Studien ging während des 16. Jahrhunderts in Deutschland und den Niederlanden bekannt-

lich von den Vätern der Botanik wie O. Brunfels, Hieron. Bock, Leonh. Fuchs, Valerius Cordus, Konr. Gesner, Dodonaeus, Clusius, Lobelius u. a. aus, die durch möglichst naturwahre Abbildung und Beschreibung einheimischer und ausländischer Pflanzen für die sichere Unterscheidung der Gewächsformen mehr leisteten, als die ganze lange Reihe ihrer mittelalterlichen Vorgänger zusammen. (Vergl. Sachs, Geschichte der Botanik, p. 14 ff.). Auch gelang ihnen wenigstens annähernd die Deutung der von Dioskorides erwähnten Arzneipflanzen, mit denen sich die frühere Medizinalbotanik Jahrhunderte hindurch ohne wesentliches Ergebnis abgequält hatte. Freilich erfuhr durch die deutschen Väter der Botanik, denen sich gleichstrebende Forscher auch in Italien, Spanien, England und Frankreich anschlossen, zunächst nur die specielle Pflanzenkunde Förderung; gleiches geschah durch Reisende, die mancherlei neue Pflanzenschätze aus fremden Weltteilen heimbrachten. Die allgemeine Botanik stand, wie z. B. aus den Werken von Hieron. Cardanus (1550) und Bart. Maranta (1559) zu ersehen (vergl. Meyer a. a. O., p. 413—418) ist, auf einer ziemlich niedrigen Stufe; jedoch entwarf der letztgenannte Botaniker in einem auf die Pflanzen des Dioskorides bezüglichen Werke bereits einen kurzen Abriss der Organologie der Gewächse und suchte darin u. a. die Begriffe der Art und der Varietät zu unterscheiden. Aufserdem lieferte die Untersuchung und Vergleichung so zahlreicher Pflanzen, wie sie von den Vätern der Botanik vorgenommen wurde, ein fortwährend zunehmendes Material auch für den Ausbau der allgemeinen Botanik. So hat z. B. Gesner einen bedeutenden Fortschritt dadurch herbeigeführt, dass er Analysen von Blüten und Früchten seinen Pflanzenbildern beifügte, die allerdings erst lange Zeit nach seinem Tode (s. Meyer a. a. O., p. 331, 32) veröffentlicht wurden, aber doch auch schon zeitgenössischen Botanikern, mit denen er in regem Briefwechsel stand, bekannt sein mochten. In seinen Briefen (vergl. Meyer a. a. O.) hebt er ausdrücklich hervor, dass der Bau der Blüte und der Frucht, die Anheftung, die Form des Samens und andere derartige Dinge, die in früherer Zeit als ganz nebensächlich unbeachtet blieben, am allersichersten zur Beurteilung der „Pflanzenverwandtschaft“ (cognationes stirpium) benutzt werden können. Zwischen Gattung und Art unterscheidet Gesner bereits wie folgt: „Es ist anzunehmen, dass es kaum eine Pflanze giebt, die nicht eine in zwei

oder mehr Arten zerfallende Gattung (genus) bildete. Die Alten beschreiben eine einzige Art von Gentiana, mir sind zehn oder mehr Species derselben bekannt“ (vergl. Meyer a. a. O., p. 333). Ein zweiter Botaniker des sechszehnten Jahrhunderts, der Gattung und Art schärfer unterschied, war Valerius Cordus (Meyer a. a. O., p. 321), der auch wichtige biologische Beobachtungen gemacht hat; unter anderem sagt er über die Vermehrungsweise eines Farnkrauts (Trichomanes): „Es bringt weder Blüten, noch Samen hervor, sondern vermehrt sich durch das Pulver, das der Blattunterseite aufsitzt, wie überhaupt alle Farnkrautspecies.“

Von italienischen Forschern des 16. Jahrhunderts behandelte u. a. Andr. Cesalpini (De plantis libri XVI. Florentiae 1583) die Sexualität der Pflanzen; er kannte zwar die Bezeichnung der sterilen Pflanzenindividuen als männlich, sowie der fruchttragenden als weiblich, leugnete aber auf Grund der aristotelischen Ansicht ein wirkliches Geschlechtsverhältnis (nach Sachs a. a. O., p. 409 bis 411). Prospero Alpino beschrieb in seinem Buche über die Pflanzen Ägyptens (Venedig 1592) die Bestäubung der Dattelpalme aus eigener Anschauung (Sachs a. a. O., p. 411). Der Böhme Adam Zaluziansky lieferte in seinem Methodus Herbariae (Pragae 1592) im 24. Kapitel eine Erörterung über das Geschlecht der Pflanzen, in welchem er „nichts Eigenes giebt, sondern nur Theophrastische und Plinianische Ausgaben und Ansichten wiederholt“ (nach J. Röper in Flora 1835, p. 226; vergl. auch Sachs a. a. O., p. 411). Etwa hundert Jahre später beschrieb Paol. Boccone (Museo di piante rare. Venezia 1697) die künstliche Bestäubung einer Pistazie, die man nicht vornahm, wenn die getrennt geschlechtlichen Individuen dicht bei einander standen; denn dann wird nach seinen Worten „der befruchtende Staub durch den Wind herbeigeführt.“ (Fournier a. a. O., p. 8.)

Eine neue Pforte der Erfahrung auf blütenbiologischem Gebiete eröffnete sich mit der Verwendung des zusammengesetzten Mikroskops durch Nehemia Grew (Anatomy of Plants. London 1682) und Marcello Malpighi (De seminum generatione. Oper. omn. Lond. 1686. T. I.). Letzterer untersuchte zuerst die Samenanlagen innerhalb des Fruchtknotens und fand den jungen Pflanzenkeim von drei Hüllen eingeschlossen, die er mit den Häuten des Säugetierembryos verglich. Grew fand aufserdem den Griffelkanal auf, der bei manchen Pflanzen von der Narbe bis zur Fruchtknotenhülle hinabsteigt. Doch waren die Hilfsmittel beider

genannten Forscher nicht ausreichend, um die mikroskopischen Vorgänge der Befruchtung und der Embryobildung aufzuklären. Auch das ihrer Zeit eigentümliche Streben, für jedes tierische Organ ohne Weiteres ein analoges im Pflanzenreich aufzufinden, führte sie auf Abwege. So liefert z. B. Grew in einem Kapitel über die Einrichtung der Blütenteile bei den Korbblütlern (Anat. of plants. Ed. de Rawlins., p. 171) folgendes merkwürdige Phantasiestück: „And as the young and early attire before it opens, answers to the menses in the femal; so it is probable that afterwards when it opens or cracks, it performs the office of the male. This is hinted from the shape of the parts. For in the florid attire*) the blade doth not unaptly resemble a small penis with the sheath upon it, as its praeputium. And in the seed-like attire, the several thecae are so many little testicles. And the globulets and other small particles upon the blade or penis, and in the thecae, are as the vegetable sperme, which so soon as the penis is exerted, or the testicles come to break, falls down upon the seed-case or womb and so touches it with a prolific virtue.“ (Citiert nach E. Fournier, De la fécondation dans les Phanérogames, p. 11). Einige Jahre später gab der Engländer Ray in der Vorrede zu seiner Sylloge stirpium extra Britannias nascentium (1694) seiner Ansicht über die männlichen Zeugungsorgane der Pflanzen folgenden Ausdruck: „Die Staubgefäſse sind ein Hauptteil der Blüte, da sie den Pollen enthalten, der dem Sperma der Tiere entsprechend mit Zeugungskraft begabt ist und zur Befruchtung der Samen dient.“ (Vergl. Fournier a. a. O., p. 11, 12).

Der eigentliche Begründer der Lehre vom Pflanzengeschlecht war Rud. Jak. Camerarius (1665—1721), der in seinem Briefe de sexu plantarum (Tübingen 1694) auf Grund direkter Versuche den Satz aussprach, dass zur Erzeugung reifer Samen stets zweierlei Blütenteile zusammenwirken müssen, nämlich Staubgefäſse und Pistill. Über letzteres sagt er: „Wie die Staubgefäſse die Werkstätte des männlichen Samens, so stellt das Samengehäuse (vasculum seminale) mit seinem Stielchen (plumula) oder dem Griffel die weiblichen Geschlechtsteile der Pflanzen dar.“ (Fournier a. a. O., p. 12.) Auch unterscheidet er richtig die Pflanzen

*) Über die Bedeutung dieses Ausdrucks s. die Dissert. A. v. Hanstein's: Über die Begründung der Pflanzenanatomie durch Nehemia Grew und Marcello Malpighi. Bonn 1886, p. 35—36; sowie Sachs, Geschichte der Botanik, p. 412—414, wo ebenfalls die obige Stelle citiert wird.

mit Staubgefäſsen und Stempeln in derselben Blüte (zwitterblütige Pflanzen) von den Gewächsen, die entweder ihre männlichen und weiblichen Blüten auf demselben Stock (einhäusige Pflanzen) oder auf getrennten Individuen (zweihäusige Pflanzen) tragen — eine Verteilungsweise, die ohne Zweifel viel zur Verwirrung der alten Botaniker hinsichtlich des Pflanzengeschlechts beigetragen hat. Das Hauptbeweismittel, das Camerarius für die Sexualität der Pflanzen ins Feld führte, bestand in Versuchen mit eingeschlechtigen Pflanzen, wie Mercurialis annua u. a., denen er die Staubgefäſsblüten vor ihrer Öffnung abschnitt, und die dann keine keimfähigen Samen hervorbrachten. Damit schien die bis dahin so schwankend gedeutete Sexualität der Pflanzen endgiltig festgestellt zu sein.*)

Zunächst fehlte es jedoch nicht an Gegnern der neuen Theorie, von denen hier nur J. P. Tournefort (Institutiones rei herbariae Ed. 2. Paris 1700) und G. Pontedera (Anthologia sive de floris natura libri tres. Patavii 1720) erwähnt sein mögen. Ersterer betrachtete die Blüte als „den durch eigenartige Färbung häufig auffallenden Teil der Pflanze, welcher der jungen Frucht meist anhängt und ihren äusserst zarten Partien die erste Nahrung zu bereiten scheint“ (s. Behrens, Beiträge zur Geschichte der Bestäubungstheorie, p. 7, Anm.); in den Staubgefäſsen sah er nur Aussonderungsorgane, aus denen schädliche Stoffe in Form von Blütenstaub entfernt werden. Auch leugnete er die Notwendigkeit, dass bei zweihäusigen Pflanzen beide Geschlechter zur Samenerzeugung zusammenwirken müssen, da er im botanischen Garten zu Paris eine weibliche, von staubgefäſstragenden Exemplaren entfernt wachsende Hanfstaude reichliche Früchte ansetzen sah (Behrens a. a. O.). Dasselbe wurde für eine weibliche Dattelpalme auch von Pontedera (Anthologia l. II c. 30) behauptet; letzterer dachte sich in diesem Falle die Fruchtbildung ähnlich wie bei der Kaprifikation der Feigen durch Insekten veranlasst. (s. Fournier a. a. O., p. 13).

Die Versuche von Camerarius wurden zunächst in Frankreich in einer wenig bekannten Schrift: „An hominis primordia vermis“ (1704) von Etienne Franc. Geoffroy bestätigt, dessen jüngerer Bruder Claude Joseph Geoffroy als Verfasser einer ausführ-

*) Ausführlicheres über die Versuche von Camerarius, die zum Teil auch negativ ausfielen, und über die Verbreitung seiner Lehre giebt Sachs (a. a. O., p. 416—436).

licheren, aber später erschienenen Abhandlung (Observations sur la structure et l'usage des principales parties des fleurs 1711) in der Regel der erste französische Vertreter der Sexualtheorie genannt wird (vergl. Kronfeld, Über Geoffroy des Älteren Anteil an der Sexualtheorie der Pflanzen. Bot. Centralbl. 34. Bd. 1888., p. 382, 383). Auch Séb. Vaillant (Sermo de structura florum. Paris 1718) trat für dieselbe ein; als Zweck der Blumenkrone bezeichnete er die Bereitung von Honig, der in manchen Fällen allerdings von den Honiggefäfsen (Nektarien) der Blütenblätter abgesondert wird, und nimmt für die Befruchtung der Pflanzen einen spiritus volatilis an.

Die bereits gegen Ende des siebzehnten Jahrhunderts von Leeuwenhoek (1677) beschriebenen, tierischen Spermatozoen („animalcula"), von denen nach der irrtümlichen Meinung dieses Forschers der Tierembryo seinen Ursprung hernehmen soll, wurden bald auch im Pflanzenreich gesucht, und Sam. Morland (Phil. Trans. 1703 n. 287, p. 1474 und Acta eruditorum 1705, p. 275, cit. von Fournier a. a. O., p. 15) vertrat die Anschauung, dass die Pollenkörner durch den Griffelkanal hindurch in die Samenanlagen eindrängen, um sich dort zum Embryo auszubilden; er hatte nämlich an den Samenknospen der Schmetterlingsblüter eine Öffnung — die später s. g. Mikropyle — entdeckt, durch welche seiner Meinung nach der Eintritt stattfinden sollte (vergl. Fournier, a. a. O., p. 15). Jedoch zeigte sich bald, dass bei vielen Pflanzen oberhalb des Fruchtknotens kein Kanal vorhanden ist, der Körper von der Gröfse der Pollenkörner hindurchlassen könnte.

Auch in England wurden die Versuche von Camerarius durch Blair (Botanical essays. London 1720) und Bradley (New experiments and observations relating to the generation of plants. London 1724) wiederholt und bestätigt. Nicht geringes Aufsehen erregte ferner im Jahre 1749 ein Versuch („experimentum Berolinense"), der zum Beweise der Sexualität im botanischen Garten Berlins von Gleditsch angestellt wurde (s. Sachs, Gesch. der Bot., p. 424—426). Derselbe liefs nämlich für eine weibliche Zwergpalme (*Chamaerops*), die noch niemals Früchte getragen hatte, aus einem Leipziger Garten einen männlichen Blütenzweig kommen und bestäubte mit dem bereits stark verdorbenen Pollen desselben die weiblichen Blüten des Berliner Exemplars. Der Versuch fiel wider Erwarten günstig aus, indem die Palme nach einer Zeit von circa sieben Monaten reife Früchte mit

keimfähigen Samen trug. Bei einem zweiten, im folgenden Jahre unternommenen Versuch wurden über tausend Früchte erzielt (vergl. C. Sterne in Prometheus, II, p. 676).

Den ersten experimentellen Beweis dafür, dass unter Umständen Insektenhilfe bei der Bestäubung notwendig ist, erbrachte 1751 Müller, der an kastrierten Tulpen durch Bienen den Pollen normaler Exemplare übertragen sah und auch Samen aus den kastrierten Blüten zog (s. Sachs a. a. O., p. 424).

Zu allgemeiner Anerkennung gelangte schliefslich die Sexualtheorie durch den Umstand, dass der Reformator der systematischen Botanik — Carl Linné*) — die Lehre des Camerarius aufnahm (Fundamenta botanica 1735). Er förderte durch scharfe Charakteristik zahlreicher Gattungen und Arten naturgemäfs die Kenntnis von vielen, zum teil auch biologisch wichtigen Baueigentümlichkeiten der Blüten und der pflanzlichen Geschlechtsorgane. Die für letztere von Linné gewählten Bezeichnungen: stamen (Staubgefäfs) mit Faden (filamentum) und Beutel (anthera) für die männlichen und pistillum (Stempel) mit Fruchtknoten (germen), Griffel (stylus) und Narbe (stigma) für die weiblichen Teile; — wurden von den späteren Autoren allgemein angenommen. Auch durch eigene Untersuchungen hat Linné mancherlei zur Begründung der Sexualtheorie beigetragen. Eine von ihm darüber verfasste Schrift erschien 1760 als Preisschrift zu einer von der Petersburger Akademie gestellten Aufgabe. (Vergl. Holzner in Flora 1885, p. 580—583). Linné sagt darin über die Bestäubung: „Gleichzeitig mit dem Öffnen der Blüte oder, was dasselbe ist, mit dem Ausstäuben des Pollens entfaltet auch der Stempel seine Narbe, die dann im höchsten Grade lebensfähig ist und wenigstens während einiger Stunden des Tages Tröpfchen aussondert. Die Staubgefäfse stehen entweder um die Narbe herum oder werden, wenn die Blüten hängen, so gestellt, dass der hervortretende Blütenstaub leicht auf die Narbe fällt, wo er nicht nur der Feuchtigkeit derselben anhaftet, sondern in dieser sich auch öffnet und seinen Inhalt nach aufsen ergiefst. Die Mischung desselben mit der

*) Die Bedeutung Linné's für die Begründung der Sexualitätstheorie hat Sachs (a. a. O., p. 431—433) vollkommen in Abrede gestellt. Dies Urteil ist wohl etwas zu hart, wenn man auch zugeben muss, dass Linné mehr um scholastische Definitionen als um experimentelle Versuche bemüht war, und dass sein Sexualsystem mit einem Beweise für die Sexualität nichts zu thun hat.

Narbenfeuchtigkeit wird zu den Samenanlagen geleitet.“ Bei *Amaryllis formosissima* sah er nämlich von der bestäubten Narbe aus eine Art von Strömung („rivulos“) oder dunkle Streifen durch den Griffel sich fortziehen und bestritt daher die Ansicht von Morland (s. oben), nach welcher der auf die Narbe gelangte Pollen durch den Griffelkanal hinabfallen und in die Samenanlagen nach Art der Samenfäden Leeuwenhoeks eindringen soll. Direkte Bestäubungs- und Kastrationsversuche führte Linné an *Antholyza Cunoniana*, *Cannabis*, *Clutia tenella*, *Datisca cannabina*, *Jatropha urens*, *Chelidonium corniculatum*, *Nicotiana fruticosa*, *Asphodelus fistulosus* und *Ixia chinensis* — sämtlich mit positivem, die Sexualitätslehre bestätigendem Erfolge — aus. Auch nahm er einige Versuche zur künstlichen Erzeugung von Bastardpflanzen vor, deren Möglichkeit bereits Camerarius angedeutet hatte, und schickte Samen der von ihm durch Kreuzung von *Tragopogon pratensis* und *T. porrifolius* erhaltenen hybriden Form zugleich mit seiner Preisschrift an die Petersburger Akademie ein, in deren Garten Kölreuter (Vergl. dessen zweite Fortsetzung der vorläufigen Nachricht etc., Leipzig 1764, p. 42) die erzogenen Mischlingspflanzen untersuchte und als „unvollkommene oder höchstens halbe Bastarde“ erkannte. Auch hat Linné Nachricht von einem Bastardwollkraut gegeben, das im botanischen Garten zu Upsala auf einem Beet mit *Verbascum Lychnitis* und *Thapsus* zwischen den Elternpflanzen von selbst entstanden war (Amoen. acad. VI, 1763, p. 293).

Umfangreicher als Linné's eigene Arbeiten über die Sexualitätsverhältnisse der Pflanzen sind die blütenbiologischen Angaben, die er in Dissertationen seiner Schüler (Amoenitates academicae 1749—1776) veröffentlichen liefs. In den „Sponsalia plantarum“ (1749) werden auch die Bestäubungsverhältnisse erörtert; bei eingeschlechtigen Pflanzen bildet nach Ansicht des Verfassers in der Regel der Wind das bestäubende Agens, bei Zwitterblüten beschreibt er dagegen mancherlei Einrichtungen, durch welche auf mechanischem Wege Belegung der Narbe mit Pollen derselben Blüte — also Selbstbestäubung — herbeigeführt werden soll. Auch werden allen Pflanzen ohne Ausnahme Geschlechtsorgane zugesprochen, selbst dann, wenn letztere bisher noch nicht wahrgenommen seien (s. Behrens a. a. O., p. 10).

Eine berühmte Stelle der Sponsalia plantarum (Amoen. acad. I, p. 96) bezieht sich auf den Bestäubungsvorgang von *Vallisneria spira-*

lis, der folgendermaſsen beschrieben wird. „Die Vallisneria Michelis hat einen sehr langen, aber nach dem spiraligen Einrollen sehr kurzen Blütenschaft, sie wächst in Gräben mit flieſsendem Wasser unter der Oberfläche desselben; der Stengel endet in eine einzige Blüte. Bei bevorstehendem Aufblühen verlängert sich der Schaft, sodass, nachdem der Kelch die Wasseroberfläche erreicht hat, die Blüte sich entfaltet; nach einigen Tagen taucht sie dann verwelkt und befruchtet bei spiraliger Einrollung des Schaftes wieder unter. Die Vallisneria ist die weibliche Pflanze. Das Genus Vallisnerioides Michelis wächst an denselben Stellen unter Wasser, hat einen kaum fingerlangen Schaft und erreicht daher die Wasseroberfläche nicht. Die Blüten sind zahlreich, lösen sich vor dem Aufblühen vom Schaft ab und steigen als geschlossene Bläschen empor; diese öffnen sich an der Wasseroberfläche, schwimmen auf derselben umher und blasen*) ihren Blütenstaub auf die nebenherschwimmenden, jungfräulichen Blüten aus. Dies ist die männliche Pflanze der Vallisneria.“ — Dieser Vorgang ist mehrfach von Dichtern wie z. B. von Delille in Versen verherrlicht worden.

Wichtig ist ferner eine Mitteilung über den Feigenbaum (Amoen. acad. I, p. 41), in der es heiſst: „Um die weibliche Inflorescenz (fructus feminae) zu bestäuben, muss das Mehl der Antheren aus der männlichen Inflorescenz des Kaprifikus (fructificatio caprifici seu maris) hervortreten und durch die ganze Höhlung des weiblichen Blütenstandes verbreitet werden. Dies würde mit den gewöhnlichen Kräften der Natur unmöglich erscheinen, wenn nicht der Weltschöpfer dem Feigenbaum einen besonderen Liebesboten (cupidinem) zugewiesen hätte. Was hier Liebesbote genannt ist, das bezeichneten die Alten als psen oder Feigenwespe.“ — Die

*) Da der Pollen von *Vallisneria* klebrig ist, so kann er nicht auf die Narbe geblasen werden; es müssen vielmehr die Antheren der umherschwimmenden, männlichen Blüten mit den Narben der weiblichen Blüte in Berührung gebracht werden. Dies wird dadurch erleichtert, dass die Narben aus dem zurückgeschlagenen Kelch, der sie wie ein Schwimmer trägt, steif hervorstehen. Die spiralige Krümmung des weiblichen Blütenstiels ist auch schon vor Eintritt der Bestäubung vorhanden (vergl. Ascherson in Bot. Zeit. 1871, p. 465—467). — Der Ruhm der Entdeckung gebührt nicht Linné, sondern dem italienischen Botaniker P. Antonio Micheli (1679—1737), dessen unvollendet hinterlassenes Werk später von seinem Schüler Giov. Targioni-Tozzetti herausgegeben wurde („Catalogus vegetabilium marinorum musei sui, opus posthumum ad secundam partem novorum generum plantarum celeberrimi Petri Antonii Micheli inserviens, cum notis Octaviani Targioni Tozzetti Johannis filii.“ Florentiae 1826.)

bestäubende Thätigkeit der Feigeninsekten war übrigens schon etwa ein Jahrhundert vor Linné von dem französischen Reisenden Balthas. de Monconys (1647) geahnt worden, nach dessen Ansicht die Insekten aus dem Kaprifikus die männlichen „Samengeister" mitbringen, um damit die weibliche Pflanze zu befruchten (vergl. C. Sterne in Prometheus II, p. 677, 678).

Linné liefs durch seine Schüler auch den Honigdrüsen der Pflanzen Aufmerksamkeit zuwenden, wie besonders aus der Dissertation: „Nectaria florum" (1762) hervorgeht. Er verstand unter letzteren nicht nur honigabsondernde Drüsenorgane, sondern bezeichnete u. a. auch die glockenförmige Nebenkrone von *Narcissus*, den dreifachen Strahlenkranz der Passionsblume, das Perigon der Pappelblüte — also Teile, die gar keinen Honig absondern — als Nektarien (vergl. Caspary: De nectariis, p. 5, 6). Den Zweck der Honigdrüsen suchte er in der Befeuchtung des Fruchtknotens zur Zeit der Zeugung (s. Behrens a. a. O., p. 11). Blütenbiologischen Inhalts sind zum teil auch die Linné'schen Dissertationen über Plantae hybridae (1751), Somnus plantarum (1755) und das Calendarium Florae (1756), in dem Aufblühzeiten für Upsala mitgeteilt werden.

Erste Begründung der Blütenbiologie durch Kölreuter.

Höher als die Leistungen Linné's für die Blütenbiologie stehen die seines Zeitgenossen Jos. Gottl. Kölreuter (1733 bis 1806). Derselbe führte vom Jahre 1760 an mit hervorragender Beobachtungstreue eine umfangreiche Reihe von Hybridisationsversuchen an Arten von *Nicotiana*, *Dianthus*, *Melandryum*, *Lycium*, *Verbascum*, *Digitalis*, *Mirabilis* u. a. durch und beschrieb die dabei erzielten Ergebnisse in seiner „Vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen" (Leipzig 1761), sowie in drei „Fortsetzungen" zu diesen Nachrichten (Ebenda 1763—1766).*) Er erzog aus *Nicotiana rustica* und *paniculata* den ersten, genau untersuchten „botanischen Maulesel" und bewies an ihm, sowie zahlreichen anderen künstlichen Kreuzungsprodukten, dass die aus zwei natürlichen Arten hervorgegangenen Mischlinge in ihren Charakteren genau die Mitte zwischen ihren Elternpflanzen halten, und dass ferner die

*) Diese Schriften sind neuerdings in der Ostwald'schen Sammlung von Klassikern der exakten Wissenschaften, Bd. 41 durch W. Pfeffer herausgegeben worden.

durch wechselseitige Kreuzung erhaltenen Bastarde (A♀ × B♂ und B♀ × A♂) in der Regel völlig übereinstimmen, gleichgiltig welche der beiden Stammarten den Pollen geliefert hat. Damit war ein unwiderleglicher Beweis für die Sexualität der Pflanzen erbracht, da in den mittleren Eigenschaften des Bastards sowohl der Einflufs des männlichen als des weiblichen Zeugungselements deutlich zur Erscheinung kommt. Es gelang Kölreuter im weiteren Verlaufe seiner Versuche auch, wie er sich ausdrückt: „die gänzliche Verwandlung einer natürlichen Pflanzengattung in eine andere" (Dritte Forts., p. 51), indem er den aus Befruchtung von *Nicotiana rustica* (♀) mit *N. paniculata* (♂) erhaltenen Bastard wieder mit Pollen der Vaterpflanze bestäubte und dies an den Abkömmlingen noch durch drei weitere Generationen fortsetzte. Die so erzielten Pflanzen „kamen alle sowohl ihrer äufserlichen als innerlichen Beschaffenheit nach mit der natürlichen paniculata vollkommen überein, ohne sich durch das geringste Merkmal irgend einer ihnen noch anklebenden Unvollkommenheit von derselben zu unterscheiden." Ebenso führte er die umgekehrte Verwandlung in die Mutterpflanze (in „absteigendem Grade") aus. Alle wichtigeren Eigenschaften der Mischlinge, die gröfsere oder geringere Unvollkommenheit ihres Pollens, die je nach dem Verwandtschaftsgrade der Stammformen mehr oder weniger geschwächte Fruchtbarkeit, den nicht selten kräftigeren Wuchs der Hybriden, ihre Neigung zu überreichlichem Blühen sowie zu Missbildungen — das alles und noch viele andere merkwürdige Thatsachen hat bereits Kölreuter erkannt und ausführlich beschrieben. Jedoch wurden seine auf das Mühsamste in Petersburg, in Sulz am Neckar, in Leipzig, in Kalw und Karlsruhe Jahre hindurch fortgesetzten Versuche von den Zeitgenossen nicht ihrer Bedeutung entsprechend gewürdigt und kamen erst in neuerer Zeit zur Geltung, nachdem vieles, was Kölreuter bereits als sichere Thatsache festgestellt hatte, nach mancherlei Irrtümern als neue Wahrheit entdeckt worden war.

Ähnlich erging es den vielseitigen Beobachtungen, die Kölreuter im Anschluss an seine Bastardierungsversuche anstellte. Er war auf dem Gebiete der Blütenbiologie im modernen Sinne der erste Forscher, der an ihrem Fundament arbeitete. Deswegen gebührt seinen Untersuchungen und Ideen auch in dieser historischen Skizze ein breiterer Raum. In der obengenannten Schrift (Vorläuf. Nachricht., § 1—7) beschreibt er zunächst den mikro-

skopischen Bau der Pollenkörner und unterscheidet an denselben eine häufig durch Stacheln, Warzen, netzförmige Oberfläche und Poren ausgezeichnete Aufsenhaut von einer darunterliegenden, ungleich schwächeren Innenhaut. Die Poren hält er für offene Ausführungsgänge. Das Innere der unreifen Pollenzellen erscheint ihm als feste, körnige, halbdurchsichtige Masse („zellenförmiges Gewebe"), die bei Reife der Körner in eine gleichförmige, flüssige und durchsichtige Materie übergeht. Das Zerplatzen der Pollenkörner im Wasser erkennt er als „eine gewaltsame und widernatürliche Wirkung desselben, die einzig und allein von der grossen Quantität des vom Samenstaub eingesogenen Wassers herrührt." Die feine, flüssige und gleichförmige Materie des Pollenzellinhalts ist nach ihm der wahre und reife, männliche Samen. (§ 7.) „Mit dem Anfang der Reife dieser Materie erhält zugleich die äufsere dickere Haut des Samenstaubs ihre gehörige Festigkeit und Elastizität, drückt vermöge derselben von allen Seiten auf den ersteren flüssig gewordenen Teil der Samenmaterie und treibt ihn, nach dem Orte des geringern Widerstandes, in die offenen Aussonderungsgänge" (§ 2). Diese irrtümliche Annahme Kölreuter's ist wohl zu verzeihen, da das Herauswachsen der Pollenschläuche erst ein halbes Jahrhundert später von Amici (1823) wahrgenommen wurde und auch andere Beobachter zur Zeit Kölreuters wie Needham (Observations upon the generation, composition and decomposition of animal and vegetable substances, London 1749) und Gleichen (Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen oder mikroskopische Untersuchungen und Beobachtungen der geheimen Zeugungsteile der Pflanzen, Nürnberg 1764) mit den ihnen zu Gebote stehenden optischen Hilfsmitteln an der keimenden Pollenzelle gleichfalls nichts weiter als das Hervortreten einer „körnigen Materie" — der sog. Fovilla — zu sehen vermochten. Über die Vorgänge bei und nach der Bestäubung sagt Kölreuter (§ 8): „Beide, sowohl der männliche Samen als die weibliche Feuchtigkeit auf den Stigmaten . . . vermischen sich, wenn sie zusammen kommen, auf das innigste mit einander, und machen nach der Vermischung eine gleichförmige Masse aus, die, wenn anders eine Befruchtung erfolgen soll, von dem Stigma eingesogen, durch das Stielchen (d. h. den Griffel) zurück und bis zu den sogenannten Sameneiern oder unbefruchteten Keimen, geführt werden muss". Weiter (in § 9) macht er darauf aufmerksam, dass nur der mit hervorragenden Warzen oder Röhren versehene

Teil eines Pistills den Namen eines wirklichen Stigmas verdient, das bis dahin in sehr unklarer Weise vom Griffel abgegrenzt wurde, und hebt auch die Unmöglichkeit hervor, dass etwa das ganze Pollenkorn in den Hohlraum der Narbenwarzen eindringen könnte, wie einige zeitgenössische Botaniker behauptet hatten. Sehr instruktive Versuche stellte Kölreuter an, um festzustellen, welche Zahl von einzelnen Pollenzellen zur Erzielung einer bestimmten Samenanzahl ausreichend ist, und fand z. B. bei der venezianischen Stundenblume (*Hibiscus Trionum*) für die Befruchtung von ca. 30 Samenanlagen etwa 50—60 Pollenzellen notwendig. „Stieg ich — sagt er (§ 11) — herunter bis auf 15—20 Samenstäubchen, so erhielt ich auch, wenn die Befruchtung noch anders glücklich von statten gegangen, nur 10—16 Samen.“ Wurden bei Pflanzen mit mehreren Narben wie *Paris*, *Hypericum*, *Iris* u. a. dieselben mit Ausnahme von einer einzigen abgeschnitten und diese letztere reichlich mit Pollen belegt, so trat nichtsdestoweniger Befruchtung in den verschiedenen Kammern des Eierstocks ein; vorsichtigerweise wird aber von unserem Forscher hervorgehoben, dass bei Pflanzen, „bei welchen nicht nur das Stielchen, sondern auch sogar der dazugehörige Eierstock seine eigene äussere Bedeckung hat“, wie beim Rittersporn, den Ranunkeln, dem Akelei u. a. ebensoviel Eierstöcke leer und unbefruchtet bleiben als Narben weggeschnitten werden. Auch über Form und Grösse der Pollenzellen mit Bezug auf die systematische Stellung der Pflanzen finden wir (in § 14) Andeutungen. Eingehende Beobachtungen teilt Kölreuter (in § 15) über die Bestäubung mit und zählt dabei folgende Fälle auf.

1. „Die Bestäubung der Stigmate wird durch eine zu diesem Endzweck besonders geschickte Lage, Verbindung und unmittelbare Berührung der Geschlechtsteile untereinander, ohne irgend eine andere fremde oder äussere Beihilfe, ganz allein, und meistenteils bei noch geschlossener Blume vollbracht“. Als Beispiele dafür werden viele Gräser, ferner die Zwitterblütchen der Kompositen angeführt, „bei denen sich die walzenförmige Staubröhre an ihrer inneren Fläche aufschliesst, und den Samenstaub in ihre eigene Höhle ausschüttet, welchen alsdann die schief aufwärts gerichteten, spitzigen Wärzchen der zu gleicher Zeit durch die Staubröhre aufsteigenden Stigmate häufig auffangen und den Überfluss desselben bei dem Durchgange durch die allmählich sich öffnende Spitze der Staubröhre vor sich hertreiben.“ End-

lich werden auch Arten von *Lobelia*, alle Schmetterlingsblumen, viele Kreuzblumen u. a. zu dieser Abteilung gestellt.*)

2. Die Bestäubung wird durch eine kleine Erschütterung, sie geschehe nun durch den Wind oder durch Insekten oder durch beides zugleich, bewirkt. „Wenn die Birke blüht, so hängen die schlanken, langen, männlichen Kätzchen senkrecht herunter, zu gleicher Zeit krümmen sich die kürzeren, steifen, weiblichen Kätzchen aufwärts. Öffnen sich nun bei jenen die Staubkölbchen, so öffnen sich auch bei diesen die Schuppen und entblöfsen vor ihnen die Stigmate. Jene fangen bei der geringsten Bewegung der Luft an, ihren Staub häufig von sich zu geben: diese fangen ihn auf und werden dadurch befruchtet. Sobald dieses geschehen, verdorren die männlichen Kätzchen und fallen ab; die weiblichen aber neigen sich wieder gegen die Erde". Fast eine gleiche Bewandtnis hat es mit der Haselstaude, den Buchen, Eichen, Tannen, den männlichen Blüten von *Sparganium*, *Sagittaria*, der Hiobsthränen (*Coix*), des türkischen Weizens, des Wunderbaums (*Ricinus*) u. a. „Es giebt aber auch Hermaphroditenblumen, bei denen die Staubkölbchen eine so vorteilhafte Lage gegen das Pistill haben, dass der Samenstaub bei der geringsten Erschütterung der Blumen auf das gerade unter den Spitzen der Staubkölbchen stehende Stigma fallen muss." Hierher gehören die Wollwurz (*Symphytum*), die *Cerinthe*, das Saubrod (*Cyclamen*), die Schneetröpfchen (*Galanthus*), verschiedene Arten von Nachtschatten (*Solanum*) u. a., deren Staubkölbchen einen Kegel bilden, unter oder zwischen dem sich die Narbe befindet. Kölreuter beschreibt dann die spontanen Bewegungen, welche die Staubgefäfse der gemeinen Gartenraute (*Ruta graveolens*) eines nach dem andern ausführen, wobei ihr Kölbchen dicht über die Narbe zu liegen kommt.**)

3. Auch durch eine stärkere Erschütterung und einen den weiblichen Pflanzen günstigen Wind kann Bestäubung eintreten. „Dieses Hilfsmittels bedient sich die Natur hauptsächlich bei dem

*) Diese Beobachtungen Kölreuters bedürfen einer Berichtigung, da bei den meisten von ihm zu obiger Abteilung gezogenen Pflanzen Einrichtungen vorhanden sind, welche Selbstbestäubung ausschliefsen und Fremdbestäubung herbeiführen (siehe weiter unten bei Sprengel).

**) Kölreuter deutet diese Bewegung als einen Akt der Selbstbestäubung, die jedoch in diesem Fall wegen der anfangs nicht vorhandenen Reife der Narbe nicht eintritt, sondern höchstens beim Abblühen stattfinden kann.

Wachholder, den Weiden*), den Pistazien und Palmbäumen, bei der Pappel, dem Hanfe und Hopfen u. a."

4. Die Bestäubung geschieht bisweilen „durch ein schnelles Aufbersten der Staubkölbchen, wodurch aller in ihnen enthaltene Samenstaub auf einmal in die Luft geschlagen und auf das nächst dabei stehende Stigma hingetrieben oder den entfernteren weiblichen Blumen durch die Luft als ein befruchtendes Wölkchen zugeführt wird." Als Beispiele derartiger explodierender Staubbeutel führt Kölreuter nach anderen Beobachtern die Stamina von *Parietaria*, *Opuntia*, *Helianthemum* und *Urtica* an.

5. Die Bestäubung wird durch Insekten allein bewirkt. Kölreuter erwähnt zunächst den Feigenbaum, über dessen Bestäubung er keine eigenen Beobachtungen machen konnte, und fährt dann fort: „Die Erfahrung hat mich eben dieses, was man schon längst an dem Feigenbaume beobachtet hat, bei vielen anderen und zum teil sehr gemeinen Pflanzen gelehrt. Bei allen Kürbisgewächsen (*Cucurbitaceae*), bei allen Schwertlilien (*Irides*) und bei nicht wenigen Pflanzen aus der Malvenordnung (*Malvaceae*) geschieht die Bestäubung der weiblichen Blumen und Stigmata allein durch Insekten. Ich erstaunte, als ich diese Entdeckung an einer von diesen Pflanzen zum erstenmale gemacht hatte, und sah, dass die Natur eine so wichtige Sache, als die Fortpflanzung ist, einem blossen Ungefähr, einem glücklichen Zufalle, überlassen hat. Mein Erstaunen verwandelte sich aber bei fortgesetzten Beobachtungen nach und nach in eine Bewunderung eines, dem ersten Ansehen nach zufälligen, aber in der That allersichersten Mittels, dessen sich hier der weise Schöpfer bei der Fortpflanzung bedient. Es verraten zwar alle Bewegungen dieser kleinen Diener der Natur nur allzu offenbar, dass sie, wenn sie diese Blumen besuchen, nichts weniger als die Besorgung einer so wichtigen Sache zur Absicht haben. Aber was ist daran gelegen? Genug ist's, dass sie, ohne es selbst zu wissen, die allerwichtigste Handlung sowohl in Absicht auf sich selbst als in Absicht auf die Pflanzen vornehmen. Ihr notdürftiger Unterhalt, kleine Tröpfchen eines süssen Saftes, sind in dem Grunde dieser Blumen versteckt. Es kostet ihnen einige Mühe und Arbeit ihn zu sammeln, und bei diesen ihren mannigfachen Bewegungen geschieht es eben, dass

*) Bezüglich der Windbestäubung bei den Weiden hat sich Kölreuter geirrt.

sie den Samenstaub, den sie mit den Haaren ihres Körpers, an denen er sich leichtlich anhängt, in grosser Menge auffangen und an den Stigmaten wieder abstreifen. Dieser ihre mit unzähligen Wärzchen, Röhren oder Stacheln besetzte und mit öliger Feuchtigkeit überzogene Fläche macht, dass er an ihnen eher als an anderen Teilen der Blume kleben bleibt. Sie streifen ihn auch in einer Quantität an den Stigmaten ab, welche die zu einer vollkommenen Befruchtung hinreichende Anzahl (von Körnchen) weit übersteigt; und dieses thun sie bei so vielen Blumen, dass die Natur ihren Endzweck dabei vollkommen erreicht. Nun wird man endlich begreifen können, wie es zugeht, dass die Gurken und Melonen in allzusehr geschlossenen Mistbeeten nicht geraten wollen. Man hat dem Winde die Bestäubung der weiblichen Blumen bis auf den heutigen Tag zugeschrieben: man würde aber notwendig auf andere Gedanken haben kommen müssen, wenn man auch nur bloss die Lage der männlichen und weiblichen Blumen unter einander, ihre Gestalt und die Beschaffenheit des Samenstaubs in eine nähere Beobachtung gezogen hätte. Und wie kann man dieses thun, ohne sogleich die wahre Ursache der Bestäubung in jenen geschäftigen Kreaturen zu finden? Gewiss, ein jeder andere, der vor mir diese Betrachtungen angestellt hätte, würde sie längst entdeckt und sich und allen Naturforschern von diesem Geheimniss der Natur den Vorhang weggezogen haben. Wer sich von der Wahrheit dessen, was ich hier mit aller Zuversicht behauptet habe, überzeugen will, gebe bei stillem, heiterem und warmem Wetter (denn da geschehen die meisten Befruchtungen bei diesen Pflanzen) einen Tag hindurch auf alles, was bei einer von erstgedachten Pflanzen vorgeht, genaue Achtung. Man wird alsdann sehen, wie sich nach und nach allerlei Insekten bei den Blumen, sobald sie sich zu öffnen anfangen, einfinden, in denselben herumwandern, und von einer zur anderen übergeben werden. Man wird sehen, wie eines nach dem anderen bei seinen mannigfachen Bewegungen und Wendungen bald mehr, bald weniger von dem an der Säule einer männlichen Blume hängenden Samenstaube mit den haarigen Teilen seines Körpers auffängt, und bald darauf entweder in eine andere Blume von eben der Art oder auch in eine weibliche übergeht. Man störe es in diesem letzteren Falle nicht, sondern erwarte seinen freiwilligen Abzug, indem man indessen in einiger Entfernung alle seine Bewegungen beobachtet. Hat es ihn genommen, so besichtige man vermittelst eines

schwachen Vergrösserungsglases die innere Fläche der Blume von allen Seiten: man wird alsdann den eigenen Samenstaub der Pflanze, wovon man zuvor nicht das geringste entdecken konnte, hier und da an den Haaren der Blume und besonders an dem Stigma, das doch vorher ganz rein gewesen, kleben finden. Dieses Schauspiel wird man bei einer Blume sehr oft sehen können, und das Stigma wird alsdann gegen die Zeit, da sich die Blume zu schliefsen beginnt, fast über und über mit Samenstaub belegt sein. Zuweilen wird man nicht ohne Vergnügen wahrnehmen, wie einige dieser Insekten sich in dem Samenstaube gleichsam herumwälzen, wie sie ihren ganzen Körper mit demselben überziehen, und unter diesem neuen, goldenen Kleide den weiblichen Blumen die befruchtende Materie in Menge zuführen." Kölreuter wendet sich dann zur Beschreibung der Schwertlilie, weist das früher übersehene Stigma derselben nach, das von der Innenfläche des dreieckigen, oben am Griffelblatt befindlichen Läppchens gebildet wird und hebt hervor, dass sich die Antheren eher öffnen, als sich die Läppchen von dem Griffelblatt entfernen, dass ferner die nach unten geöffneten Staubbeutel sich fest an das darüberliegende Griffelblatt andrücken, und dass die Pollenkörner wegen ihrer starken Kohärenz sich niemals einzeln in die Luft erheben können, sondern bei Erschütterung der Antheren höchstens in kleinen Klümpchen auf das unter ihnen liegende, äussere Blumenblatt herabfallen. „Mit einem Worte — fährt er fort — die ganze Anlage aller Teile der Blume untereinander, ihre Gestalt und Eigenschaften zeigen offenbar, dass der Samenstaub weder von selbst noch durch den Wind auf die Stigmate kommen kann, sondern dass sich die Natur bei ihnen eines anderen und sichereren Mittels bedienen muss, um ihren Endzweck zu erreichen. Dieses sind nun die Insekten, und zwar unter anderen vornehmlich gewisse Gattungen von Hummeln, die sich so häufig und so oft bei diesen Blumen einfinden, und den Samenstaub in einer solchen Quantität auf die Stigmate bringen, dass man fast denken sollte, die Natur hätte sie vor anderen Insekten zu dieser Verrichtung auserlesen. Es geht aber damit folgendergestalt zu: Wenn eine Hummel eben im Begriffe ist, den süssen im Grunde der Blumen steckenden Saft zu saugen, so drängt sie sich zwischen eines der äusseren Blumenblätter und das darauf passende Stigmablatt hindurch, und kriecht in diesem engen Raume soweit fort, bis sie mit dem Saugrüssel den Grund der Blume

erreichen kann und streift sowohl bei ihrem Eingange, als auf dem Rückwege, den sie rücklings herausnimmt, mit ihrem haarigen Kopfe und Brust den an den Kölbchen hängenden Samenstaub ab. Sie fliegt alsdann ganz bestäubt auf das zweite und dritte äussere Blumenblatt oder auch auf eine andere Blume hin, und streift den aufgefangenen Samenstaub, indem sie sich von neuem hineinbegiebt, an der inneren ihr im Wege stehenden Fläche des Stigma wieder ab". Als weiteres Beispiel für Blumen, die ausschliesslich von Insekten bestäubt werden, führt Kölreuter die Arten von *Hibiscus* an, deren grosse und stachelige Pollenkörner viel zu schwer und ausserdem so kohärent sind, dass sie unmöglich durch die Luft fliegen können, und von Hummeln, Wespen und Fliegen auf die Narben getragen werden müssen. — An einer anderen Stelle des Werks (Fortsetzung der Vorläufigen Nachrichten § 29) wird die Bestäubung von *Viscum* in folgender, ganz zutreffender Weise (vgl. Loew, Notiz über die Bestäubungseinrichtung von Viscum album. Bot. Centralbl. Bd. 43 p. 129 bis 132) beschrieben: „Der schwefelgelbe Samenstaub ist oval und auf seiner Oberfläche mit sehr feinen und langen Stacheln besetzt, die das meiste dazu beitragen, dass er so stark unter sich zusammenhängt. Das Bestäuben der weiblichen Pflanzen, sie mögen nun mit den männlichen zugleich auf einem Baume stehen oder auch in einer grossen Entfernung von einander auf verschiedenen Bäumen wachsen, geschieht allein durch Insekten und zwar vornehmlich durch mancherlei Gattungen Fliegen, die den männlichen Samen und die in beiderlei Blüten befindliche süsse Feuchtigkeit als eine ihnen von der Natur bestimmte Nahrung begierig aufsuchen, und bei dieser Gelegenheit den an ihrem haarigen Leibe hängen bleibenden Samenstaub von den männlichen Pflanzen in die Blumen der weiblichen übertragen. Wer die Beschaffenheit und Quantität des Samenstaubs in Betrachtung zieht, und auf das, was sich während der Blütezeit bei diesen Pflanzen zuträgt, Achtung giebt, der wird leicht einsehen, dass man hier das Bestäuben vom Winde vergebens erwarten würde."

6. Die Bestäubung kann endlich, nach Kölreuter, bei vielen Pflanzen auf verschiedene Weise geschehen, „und entweder von allen oder doch wenigstens von mehr als einer der bereits erwähnten Ursachen bewirkt werden." So meldet er von den Mohnarten, dass ihre Antheren sich schon in der Knospe öffnen und dabei etwas Pollen an die Narbe abgeben, dass dann nach völligem

Aufblühen die Insekten das strahlige Stigma über und über mit Pollen belegen, und dass schliefslich auch noch der Wind zur Bestäubung beitrage. Ähnliches wird von den Seerosen, dem Pomeranzenbaum, der Gichtrose, den Arten von *Hypericum* u. a. behauptet. Bei *Oenothera* wird die voreilende Reife der Antheren und auch die Verbindung der Pollenkörner durch spinngewebeartige, dünne Fäden angemerkt. Von den Blüten des Weiderichs (*Epilobium*) heifst es: „Bei den späteren Blumen dieser Pflanze geschieht das Bestäuben ohnedem ganz allein durch Insekten; denn es öffnen sich bei ihnen die Kölbchen lange vorher, ehe das Stigma sich aufrichtet und gehörig ausbreitet. Indessen verdirbt entweder der Samenstaub auf den Kölbchen oder wird von Insekten hinweggeschleppt. Es würden also die Stigmate unbelegt bleiben und folglich keine Befruchtung erfolgen können, wenn die Insekten nicht frischen Samenstaub von anderen Blumen dahin brächten.“ Dieses für die Bestäubung so wichtige Verhältnis, das später als Dichogamie bezeichnet wurde, fand Kölreuter auch bei *Polemonium* auf. Desgleichen führt er *Echium* und *Convolvulus*, Arten von *Hyoscyamus* und *Nicotiana* als Pflanzen an, bei denen „zwar öfter ein stäubendes Kölbchen das Stigma berührt, aber die Bestäubung auf eine viel sicherere und vollkommenere Weise durch Insekten geschieht.“

Kölreuter ersann ferner Versuche, um den Samenertrag in Folge von Insektenbesuch zahlenmäfsig mit demjenigen bei künstlicher Bestäubung vergleichen zu können. (Forts. d. Vorl. Nachr. § 28.) Zu diesem Zwecke überliefs er von einer Anzahl Hibiscusexemplare die eine Hälfte der Bestäubung durch Insekten; an den Blumen der anderen Hälfte führte er mittels eines Pinsels künstliche Pollenbelegung der Narbe herbei, und zog von beiden Seiten je 310 Blüten zum Vergleich heran. Als Resultat ergab sich, dass von den auf natürlichem Wege bestäubten Blumen 10 886 Samen, von den anderen künstlich befruchteten 11 237 Samen erhalten wurden. Den kleinen Unterschied, der zu Ungunsten der Insekten zu Tage trat, erklärte Kölreuter durch einige Regentage während der Versuchsdauer und zog das Versuchsergebnis mit den Worten: „Man sieht . . ., dass dieses Amt, das hier die Natur den Insekten aufgetragen hat, für ihre Absicht gut genug verwaltet wird.“

Auch die Nektarausscheidung der Blumen veranlasste unseren Forscher zu genaueren Nachforschungen, wieweit dieselbe mit dem

von Bienen gesammelten Honig übereinstimme. In manchen Fällen, z. B. bei Lippenblumen, bei dem Pomeranzenbaum, der indianischen Kresse (*Tropaeolum*) u. a., fand er den bei geringer Wärme eingedampften Nektar an Konsistenz, Farbe, Würze und Zuckergeschmack dem Bienenhonig durchaus ähnlich. Von der ekelhaft schmeckenden Nektarflüssigkeit der Kaiserkrone hebt er dagegen die sehr dünnflüssige, wässerige Beschaffenheit hervor.*)

Endlich stellte Kölreuter Untersuchungen über die Reizbewegungen der Blütenorgane an, zu denen er durch eine 1764 erschienene Schrift von J. Bapt. dal Covolo (Discorso della irritabilità d'alcuni fiori nuovamente scoperta) angeregt worden war. Die biologische Aufgabe der Bewegung, welche die reizbaren Staubfäden der Cynareen auf einen leichten Stofsreiz ausführen, findet er darin, dass dabei „das Pistill etwas weiter fortrückt und gemeiniglich, wenn es sich bei den jüngeren Blümchen mit seinem vordersten Teil durch die fünfspaltige Spitze der cylindrischen Staubscheide eben hindurchdrängt, eine kleine Quantität Samenstaub vor sich hertreibt." — „Es ist daher, um die Befruchtung desto mehr zu befördern, in der Natur die weise Anstalt noch zu einer äufseren Kraft gemacht worden." „Diese finden wir in den Insekten, die in dergleichen Blumen ihre Nahrung suchen und durch die öfteren unvermeidlichen Stöfse, die sie ihnen bei dieser Gelegenheit den Tag über geben, die Staubfäden von Zeit zu Zeit veranlassen, ihr Amt auch auf eine wirksamere und augenscheinliche Weise zu verrichten." Die ganze Einrichtung bezieht Kölreuter aus Unkenntnis der auch in diesem Falle vorliegenden Dichogamie auf Selbstbestäubung. Reizbare Staubgefäfse fand er ferner bei dem indianischen Feigenkaktus (*Cactus Tuna* L.), sowie mehreren Arten von *Cistus* auf, und verglich die stets nach einer der Stofsrichtung entgegengesetzten Seite erfolgenden Bewegungen derselben „mit einem Regiment Soldaten, die sich kommandieren lassen und alle Wendungen machen, die man nur immer haben will. Es ist öfters artig anzusehen, wenn sie bald von einander fliehen, bald sich dicht auf einen Haufen zusammendrängen, bald nach entgegengesetzten Richtungen vor einander vorbeimarschieren." „Die Absicht bei

*) Diese Angabe Kölreuter's wird u. a. durch Gaston Bonnier (Les nectaires, Paris 1879) bestätigt, der in den Blumenblattausscheidungen von *Fritillaria* 95 % Wasser fand, und daher die Absonderungsorgane dieser Blume gar nicht als echte Nektarien gelten lassen will.

dieser Bewegung, zu welcher die Insekten ebensowohl als zu der vorerwähnten öfteren Anlass geben, mag wohl keine andere sein, als die Bestäubung des Stigmas zu befördern." Von den reizbaren Narbenlappen der *Martynia proboscidea* und *Tecoma radicans* meldet Kölreuter folgendes: „Trägt man vermittels eines zarten Pinsels auf die Wärzchen des oberen oder unteren Lappens eine kleine Quantität Samenstaub auf, so fangen sie augenblicklich an, sich gegeneinander zu bewegen, und schliefsen sich, wenn die Hitze grofs ist, in einer oder etlichen Sekunden fest über dem Samenstaub zusammen. Eben dies erfolgt auch von einem jeden anderen Samenstaube oder auch schon blofs allein dadurch, wenn man die Wärzchen des noch unbestäubten Stigmas nur mit der Spitze einer Nadel, Feder oder Pinsels gelinde reizt und kitzelt, oder einen Tropfen Wasser darauf fliefsen lässt. In allen diesen Fällen bleibt das Stigma, nach Beschaffenheit der Umstände, eine kürzere oder längere Zeit geschlossen. Von einer hinreichenden Quantität eigenen Samenstaubes öffnet es sich nicht eher wieder, als bis die Befruchtung gröfstenteils vollbracht ist, und ist alsdann für einen neuen Reiz ganz unempfindlich." Als Endzweck dieser Einrichtung bezeichnet Kölreuter: „dass die Befruchtung dadurch befördert und auf keine Weise gestört werden möge." „Dass aber der Samenstaub — fährt er fort — auf keine andere Art, als durch Insekten dahin kommen kann, wird allen denjenigen leicht begreiflich sein, denen der Bau dieser Blumen und die Lage der beiderseitigen Zeugungsteile gegeneinander bekannt ist."

In diesen hier mitgeteilten Beobachtungen und Reflexionen schimmern die ersten Grundlinien der heutigen Blütenbiologie hindurch. Freilich erscheint uns jetzt die von Kölreuter für die verschiedenen Arten der Bestäubung aufgestellte Einteilung als nicht ausreichend, allein er unterscheidet doch bereits die auf direkt mechanische Art erfolgende Selbstbestäubung von der durch Wind oder durch Insekten oder durch beide Faktoren zugleich bewirkten Fremdbestäubung, ohne allerdings dieses letztere Wort zu verwenden. Ganz nahe steht er vor der Entdeckung der Dichogamie, die ihm nur darum entgeht, weil er ihrer weiteren Verbreitung und ihrer Bedeutung nicht näher nachspürt. Mit grofser Entschiedenheit betont er die Notwendigkeit von Insektenbeihilfe für die Bestäubung sowohl eingeschlechtiger als einer Reihe zwittriger Blumen, die in der That ohne diesen aufserhalb

der Pflanze liegenden, biologischen Faktor unbefruchtet bleiben müssten. Klar hat er auch zum ersten Male den inneren Zusammenhang zwischen gewissen Eigenschaften der Blüte wie der Lage der Nektarien, der Beschaffenheit des Pollens etc. und ihrer an bestimmte Insekten geknüpften Bestäubungsweise — so z. B. bei der Schwertlilie und bei *Viscum* — erkannt und diese Wechselbeziehung zu erklären versucht. Der philosophischen Grundrichtung seiner Zeit entsprechend, giebt er diese Erklärung von einem rein teleologischen, uns als verfehlt erscheinenden Standpunkte aus, aber der grofse Wert seiner thatsächlichen Beobachtungen erleidet dadurch nicht den geringsten Abbruch.

Neben Kölreuter's*) Leistungen treten die ungefähr gleichzeitigen blütenbiologischen Beiträge, die z. B. Gleditsch (Vermischte physikalisch-botanisch-ökonomische Abhandlungen, Halle 1765—1767) über die Nektarausscheidung der Blumen und F. K. Medicus (Über den merkwürdigen Bau der Zeugungsglieder einiger Geschlechter aus der Familie der Contorten, Mannheim 1782) lieferten, bedeutend zurück. Letzterer schrieb übrigens auch eine Abhandlung „von der Neigung der Pflanzen, sich zu begatten" (Acta Academiae Theodoro-Palatinae, T. III), in der er mancherlei Fälle des „Wanderns der Geschlechtsteile" beschreibt und auf Selbstbestäubung bezieht.

Die Blumentheorie Sprengel's.

Auf eine höhere Stufe wissenschaftlicher Bedeutung wurde die Blütenbiologie durch Christ. Konr. Sprengel (1750—1816) gehoben. Sein im Jahre 1793 veröffentlichtes Hauptwerk: „Das entdeckte Geheimnis der Natur" (Berlin, bei Fr. Vieweg)**) enthält eine Fülle neuer Beobachtungen und scharfsinniger Erklärungen über die Bestäubung der Blumen; gegen 500 Blumenspezies werden darin teils eingehend beschrieben, teils in einzelnen

*) Die späteren Arbeiten Kölreuter's wurden von der Petersburger Akademie (Acta Acad. Sc. Imper. Petrop. 1777—1788) veröffentlicht.

**) Das Leben und das Werk Sprengels erfreuen sich gegenwärtig einer steigenden Aufmerksamkeit. Ascherson (Naturw. Wochenschr. Bd. VIII, No. 14), Mittmann (a. a. O., No. 13, 14), Knuth (Bot. Jaarboek, 4. J., p. 42—107), Kirchner u. Potonié (Die Geheimnisse der Blumen. Berlin 1893) u. a. haben in dieser Richtung wichtige Beiträge geliefert. Das Werk Sprengels wurde im Jubiläumsjahre 1893 als Faksimile-Druck (Berlin, Mayer und Müller), sowie auch mit Anmerkungen von P. Knuth in der Ostwald'schen Sammlung Bd. 48—51 neu herausgegeben.

Teilen auf 25 dicht mit Figuren bedeckten Kupfertafeln abgebildet. Das Titelblatt bringt auch einige bei der Bestäubung beteiligte Insektenformen, wie Hummeln, Bienen, Schmeifsfliegen, Schlupfwespen und Käfer zur Anschauung. Zu historischer Würdigung der Entdeckungen und Ansichten Sprengels erscheint die möglichst wörtliche Wiedergabe der seinem Werke vorausgehenden Einleitung am zweckmäfsigsten.

„Als ich im Sommer 1787 — so beginnt er — die Blume des Waldstorchschnabels (*Geranium silvaticum*) aufmerksam betrachtete, so fand ich, dass der unterste Teil ihrer Kronenblätter auf der inneren Seite und an den beiden Rändern mit feinen und weichen Haaren versehen war. Überzeugt, dass der weise Urheber der Natur auch nicht ein einziges Härchen ohne eine gewisse Absicht hervorgebracht hat, dachte ich darüber nach, wozu denn wohl diese Haare dienen möchten. Und hier fiel mir bald ein, dass, wenn man voraussetzte, dass die fünf Safttröpfchen, welche von ebensovielen Drüsen abgesondert werden, gewissen Insekten zur Nahrung bestimmt seien, man es zugleich nicht unwahrscheinlich finden müsste, dass dafür gesorgt sei, dass dieser Saft nicht vom Regen verdorben werde, und dass zur Erreichung dieser Absicht diese Haare hier angebracht seien.“ Sprengel verfolgte diesen Gedanken weiter und fand auch bei anderen Blumen derartige die Saftdrüsen vor Regen schützende Haarbekleidungen auf. Im folgenden Sommer fiel ihm dann an der Blume des Vergissmeinnichts der am Eingang der saftbergenden Kronenröhre stehende, gelbe Ring auf, der „gegen die himmelblaue Farbe des Kronensaums so schön absticht.“ „Sollte wohl — dachte er — dieser Umstand sich auch auf die Insekten beziehen? Sollte die Natur wohl diesen Ring zu dem Ende besonders gefärbt haben, damit derselbe den Insekten den Weg zum Safthalter zeige? Ich betrachtete in Rücksicht auf diese Hypothese andere Blumen und fand, dass die meisten sie bestätigten. Denn ich sah, dass diejenigen Blumen, deren Krone an einer Stelle anders gefärbt ist, als sie überhaupt ist, diese Flecken, Figuren, Linien oder Tüpfel von besonderer Farbe immer da haben, wo sich der Eingang zum Safthalter befindet. Nun schloss ich vom Teil auf das Ganze. Wenn, dachte ich, die Krone der Insekten wegen an einer besonderen Stelle besonders gefärbt ist, so ist sie überhaupt der Insekten wegen gefärbt; und wenn jene besondere Farbe eines Teils der Krone dazu dient, dass ein Insekt, welches sich auf die

Blume gesetzt hat, den rechten Weg zum Saft leicht finden könne, so dient die Farbe der Krone dazu, dass die mit einer solchen Krone versehenen Blumen den ihrer Nahrung wegen in der Luft umherschwärmenden Insekten als Saftbehältnisse schon von Weitem in die Augen fallen.“

Als Sprengel dann im Sommer 1789 einige Arten von *Iris* untersuchte, gelangte er zu demselben Ergebnis wie sein Vorgänger Kölreuter (s. oben), dessen Werk er damals noch nicht kannte, und vermutete, dass „diese Blumen schlechterdings nicht anders befruchtet werden können als durch Insekten und zwar durch Insekten von einer ziemlichen Gröfse“. Im nächsten Sommer sah er dann wirklich Hummeln in die Irisblüten hineinkriechen und sich in der von ihm vermuteten Weise darin benehmen. Seine bisherigen Vorstellungen erhielten allerdings einen starken Stofs, als er später in *Orchis latifolia* und *Morio* zwei Blumen kennen lernte, die zwar den Bau von Saftblumen nebst den vorhin erwähnten saftanzeigenden Farbenflecken, aber trotzdem keinen Nektar besitzen. Aber dann entdeckte er, dass auch diese „Scheinsaftblumen“ von gewissen Fliegen befruchtet werden, welche, durch das Ansehen derselben getäuscht, im Horn (d. h. dem Blütensporn) Saft vermuten und daher hineinkriechen, indem sie aber dies thun, die Staubkölbchen aus ihren Fächern herausziehen und auf das klebrige Stigma bringen. An der Blüte der Osterluzei (*Aristolochia Clematitis*) — ebenfalls einer Scheinsaftblume — erkannte er im folgenden Jahre, dass dieselbe „ein wahres Wunder der Natur ist, dass nämlich Fliegen von dem Ansehen der Blume verleitet werden hineinzukriechen, damit sie dieselbe befruchten, und dass sie solange darin gefangen gehalten werden, bis sie sie befruchtet haben, sobald dies aber geschehen ist, aus ihrem Gefängnis (dem „Kessel“) wieder herausgelassen werden“ — eine Einrichtung, die unter Anlehnung an Sprengel's Ausdrucksweise jetzt als Kesselfalle bezeichnet wird.

Im Jahre 1790 fand Sprengel in der Stadtheide bei Spandau eine ganze Kolonie von Exemplaren des *Epilobium angustifolium* in voller Blüte. „Sobald ich dieses kleine Wäldchen — so schreibt er (p. 225—226) — bemerkt hatte, so näherte ich mich demselben und fand zwei kleine schwarze Hummeln mit gelbem After auf der Blume in voller Arbeit. Ich betrachtete eine Blume und fand sogleich den Saft und die Saftdrüsen. Bald darauf bemerkte ich einen Umstand, welcher mir unerklärlich zu sein schien.

Nämlich die obersten, jüngeren Blumen hatten Antheren, die mit grünem Staube versehen waren; ihr Griffel aber war unterwärts gekrümmt, und das Stigma hatte sich noch nicht voneinander begeben, sondern die vier Teile desselben lagen dicht aneinander und schienen ein Stück zu sein. Die untersten, älteren Blumen hingegen hatten verwelkte und staublose Antheren; ihr Griffel aber war gerade gestreckt, und das Stigma hatte sich auseinander gebreitet. So wie nun das Stigma der jüngeren Blumen nicht bestäubt werden konnte, weil es noch nicht vorhanden war, so konnte auch das Stigma der älteren Blumen von den ihm beigesellten Antheren keinen Staub erhalten, weil dieselben keinen Staub mehr hatten. Und doch fand ich, dass dasselbe bestäubt war. Dies war sehr leicht zu erkennen, da das Stigma weifs, der Staub aber grün ist. Ich machte also den Schluss, dass die Hummeln den Staub von den Antheren der obersten Blumen auf das Stigma der untersten bringen müssen. Der Augenschein überzeugte mich bald von der Richtigkeit dieses Schlusses. Denn in den obersten Blumen mussten sich die Hummeln, um ihren Saugrüssel in den Safthalter hineinzustecken, auf die Filamente setzen, und folglich mit ihrem haarigen Unterleibe und ihren haarigen Beinen den Staub von den Antheren abstreifen; dagegen in den untersten Blumen mussten sie sich zu gleichem Endzweck auf den Griffel setzen, weil die Filamente welk waren und herabhingen, und dies konnten sie nicht thun, ohne mit dem Unterleibe und den Beinen das Stigma zu berühren, und den abgestreiften Staub auf dasselbe wieder abzusetzen. Um hiervon noch mehr versichert zu sein, wollte ich wissen, ob die Hummeln wirklich an ihrem Unterleibe Staub hätten. Indem sie von einer Blume auf die andere flogen, konnte ich dies ebensowenig bemerken, als indem sie auf einer Blume safsen, letzteres, weil sie in jeder Blume sich nur einige Augenblicke aufhielten, indem des Safts nur wenig ist. Ich schlug also die eine mit der Hand; sie flog davon, kam aber nach einigen Minuten wieder. Nun schlug ich sie mit dem Stock, und sie fiel auf die Erde. Ich hob sie auf, und fand ihren Unterleib, besonders die sehr haarigen Hinterbeine voll grünen Staubes. Dadurch war ich vollkommen von der Richtigkeit dieser gemachten Entdeckung überzeugt.“ Sprengel hatte damit in der That einen Hauptschlüssel für das Verständnis der Bestäubungseinrichtungen gewonnen, der seinen Vorgänger Kölreuter bei Untersuchung der männlichen Blume (s. oben) entgangen war, obgleich dieser die

voraneilende Reife der Antheren wenigstens in einigen Blumen gleichfalls bemerkt hatte. Sprengel verfolgte nun seine Entdeckung weiter und fand dieselbe Einrichtung sofort einige Tage nachher auch bei *Malva silvestris*, sowie *Geranium palustre* und später noch bei zahlreichen anderen Pflanzen mit Saftblumen; bei ihnen allen wird nicht jedes Blütenindividuum „vermittels seines eigenen Staubes befruchtet, sondern die älteren Blumen vermittels desjenigen Staubes, welchen die Insekten aus den jüngeren Blumen in dieselbe schleppen.“ Im Jahre 1791 endlich entdeckte er bei der gemeinen Wolfsmilch (*Euphorbia Cyparissias*) den umgekehrten Fall, in dem nämlich „die Blumen so von den Insekten befruchtet werden, dass sie den Staub der älteren Blumen auf die Stigmate der jüngeren bringen.“

Jetzt hatte Sprengel die Grundlagen zu einer „Theorie der Blumen“ bei einander und wendete dieselbe auf zahlreiche weitere Blumeneinrichtungen an, die er im Zusammenhange mit dem thatsächlich beobachteten oder wenigstens vorausgesetzten Insektenbesuche einheitlich zu deuten im stande war. Ehe er sich in seinem Werke zur Beschreibung dieser Einzelfälle wendet, schickt er derselben als Einleitung folgende theoretische Grundgedanken voraus. In jeder Saftblume finden sich nach unserem Autor in der Regel fünf verschiedene Einrichtungen, die im Zusammenhang mit dem Insektenbesuch stehen.

1. Die Saftdrüse (Nektarium). Sie ist „derjenige Teil einer Saftblume, welcher den Saft bereitet und absondert. Die Gestalt derselben, und der Ort, an welchem sie sich befindet, ist höchst mannigfaltig und verschieden. Oft fällt dieselbe, wenn man die Blumen ansieht, sogleich in die Augen; oft ist sie ziemlich versteckt, so dass es, besonders wenn sie dabei sehr klein ist, einige Mühe kostet, sie zu finden. Oft ist sie der Fruchtknoten selbst oder ein Teil desselben, oft aber von demselben ganz verschieden und entfernt. Sie ist fleischig oder von einer gewissen Dicke.“ „Wenn das Ende eines Horns oder Sporns fleischig ist, so ist solches die Saftdrüse; ist es aber ebenso dünn als der übrige Teil, so muss man die Saftdrüse anderswo suchen.“ Sprengel schildert ferner die Saftdrüse als glatt und kahl, vielfach unterscheidet sie sich nach ihm auch durch abweichende Färbung von ihrer Umgebung.

2. Der Safthalter. Er ist „derjenige Teil, welcher den von der Saftdrüse abgesonderten Saft empfängt und enthält.“ Seine

Oberfläche ist jederzeit glatt; die Gestalt und der Ort, wo er sich befindet, wechseln in mannigfaltiger Weise. Häufig liegt er in unmittelbarer Nähe der Saftdrüse, bisweilen ist er aber von der letzteren entfernt; vielfach ist die Saftdrüse zugleich auch der Safthalter.

3. Die Saftdecke. Sie ist die „Veranstaltung der Blumen, durch welche zwei einander entgegengesetzte Absichten, nämlich dass der Zugang zum Saft den Insekten offen stehe, den Regentropfen aber verschlossen sei, zugleich erreicht werden.“ Hierzu dienen ausser der Bekleidung der Kronenfläche mit Haaren, Wolle, Puder, feinen Öltröpfchen u. dergl., durch welche die Regentropfen am Festhaften verhindert werden, häufig oberhalb der Saftdrüsen angebrachte Haarkränze oder Ansätze, die das in das Innere der Blume einfliefsende Wasser aufhalten. In anderen Fällen wird dies Einfliefsen durch die Antheren verhindert, die den Raum der Blütenöffnung mehr oder weniger verengern, oder der Nektar wird in Saftmaschinen mit elastischen Deckeln wie bei *Nigella* geborgen, die „von einem Insekt leicht in die Höhe gehoben oder herabgedrückt werden können, damit es zum Safte gelange, welche aber, wenn das Insekt sich wieder zurückbegiebt, wieder zufallen, damit kein Regentropfen hineindringen kann.“ Dem gleichen Endzwecke dient auch die Eigenschaft vieler Blumen, sich nur bei schöner Witterung zu öffnen, bei regnigem und trübem Wetter dagegen verschlossen zu bleiben. Endlich ist auch die Blütenstellung von Bedeutung, sodass sich der Bau der Blüten nach derselben richtet. Bei aufrecht stehenden, regelmäfsigen Blumen ist die innere Seite den herabfallenden Regentropfen am meisten ausgesetzt und muss daher durch die eben genannten Veranstaltungen besonders geschützt werden; nicht selten sind dann auch die Kronenblätter in schmale Stücke zerteilt, um dem Regen weniger Fläche darzubieten. Derartige Blumen werden vorzugsweise bei regnerischer Witterung geschlossen bleiben. Die senkrecht herabhängenden, regelmäfsigen Blumen kehren ihre äufsere Seite den herabfallenden Tropfen zu und sind dadurch gegen Benetzung ihres Inneren geschützt, so dass man bei ihnen am wenigsten besondere Schutzeinrichtungen gegen Regen zu erwarten hat; sie haben auch nicht nötig, sich bei Regenwetter zu schliefsen. Der mit dem Regen meist vergesellschaftete Wind führt nach Sprengel die aufrecht stehenden Blumen aus der ungünstigsten Stellung in eine weniger nachteilige oder sogar vorteilhafte, und erhält die

gerade herabhängenden in der günstigen Stellung, die sie haben. Die horizontalstehenden Blumen sind in der Regel unregelmäſsig und haben zwei Lippen, von denen die obere die Regentropfen mit der Auſsenseite, die untere sie dagegen mit der Innenseite aufzufangen hat; infolgedessen muss die Oberlippe den Bau der senkrecht herabhängenden, die Unterlippe den der aufrecht stehenden Blumen nachbilden. „Jene ist also gewölbt, unzerteilt, hat inwendig keine Haare, diese ist flach, oftmals zerteilt und vor der Öffnung der Röhre haarig. Diese Blumen sind entweder beständig geschlossen wie die Maskenblumen, oder ihr Saft ist auf eine andere Art vor dem Regen vollkommen geschützt, so dass sie also nicht nötig haben, sich bei Regenwetter zu schlieſsen.“

4. Das Saftmal und ähnliche zur Auffindung des Blumensaftes durch Insekten bestimmte Veranstaltungen. Die Natur hat „dafür gesorgt, dass die Insekten die Blumen schon von weitem gewahr werden, entweder durch das Gesicht oder durch den Geruch oder durch beide Sinne zugleich. Alle Saftblumen sind deswegen mit einer Krone geziert und sehr viele duften einen Geruch aus, der . . . denjenigen Insekten, für welche ihr Saft bestimmt ist, jederzeit angenehm ist. Die Krone ist (sehr wenige Arten ausgenommen) gefärbt, d. i. anders gefärbt als grün, damit sie gegen die grüne Farbe der Pflanzen stark absteche. Zuweilen ist auch der Kelch gefärbt und zwar, wenn eine vollständige Krone da ist, anders als diese, oder wenn er mit derselben ein Ganzes ausmacht, auf der inneren Seite ebenso als die Krone. Fehlt aber die Krone, so vertritt er ihre Stelle. Bei vielen Arten sind auch die Blumenstützblätter (bracteae) zu eben diesem Endzweck gefärbt, jedoch meistenteils anders als die Krone. Wenn nun ein Insekt, durch die Schönheit der Krone, oder durch den angenehmen Geruch einer Blume gelockt, sich auf dieselbe begeben hat, so wird es entweder den Saft sogleich gewahr oder nicht, weil dieser sich an einem verborgenen Ort befindet. Im letzteren Falle kommt ihm die Natur durch das Saftmal zu Hilfe. Dieses besteht aus einem oder mehreren Flecken, Linien, Tüpfeln oder Figuren von einer anderen Farbe als die Krone überhaupt hat, und sticht folglich gegen die Farbe der Krone schwächer oder stärker ab. Es befindet sich jederzeit da, wo die Insekten hineinkriechen müssen, wenn sie zum Saft gelangen wollen. Reguläre Blumen haben ein reguläres, irreguläre ein irreguläres Saftmal. Wenn der Safthalter von der Öffnung, durch welche die

Insekten hineinkriechen, entfernt ist, so zieht sich das Saftmal, welches vor der Öffnung anfängt, durch dieselbe hindurch bis zum Safthalter, dient also den Insekten zu einem sicheren Wegweiser. Hat eine Blume mehrere Eingänge zum Safthalter, so hat sie auch ebensoviel Saftmale. Wenn eine Blume mehrere Safthalter hat, welche ringsherum um den Fruchtknoten stehen, oder zwar nur einen, welcher aber in der Gestalt eines Ringes den Fruchtknoten umgiebt, und dessen Saft das Insekt nicht anders verzehren kann, als wenn es im Kreise um denselben herumläuft, und seinen Saugrüssel öfters hineinsteckt: so hat das Saftmal eine ringförmige Gestalt, und führt das Insekt im Kreise herum."

Die Saftblumen zeigen eine durchgreifende Verschiedenheit, je nachdem sie für Nacht- oder Tagesinsekten bestimmt sind. Die am Morgen aufbrechenden Tagesblumen „schliefsen sich des Abends, oder senken sich, da sie am Tage aufrecht standen, oder es geht eine andere Veränderung mit ihnen vor, woraus man schliefsen kann, dass sie nur für Tagesinsekten bestimmt sind. Manche schliefsen sich am ersten Abend und öffnen sich am folgenden Morgen nicht wieder, blühen also nur einen Tag; die meisten blühen mehrere Tage. Die Tagesblumen sind mit einem Saftmal geziert, obgleich nicht alle. Die Nachtblumen brechen des Abends auf. Bei Tage sind die meisten von ihnen geschlossen, oder welk und unansehnlich. Manche blühen mehrere Nächte, die gemeine Nachtkerze *(Oenothera biennis)* blüht zwei Nächte. Die Nachtblumen haben eine grofse und hellgefärbte Krone, damit sie in der Dunkelheit der Nacht den Insekten in die Augen fallen. Ist die Krone unansehnlich, so wird dieser Mangel durch einen starken Geruch ersetzt. Ein Saftmal dagegen findet sich bei ihnen nicht. Denn hätte z. B. die weifse Nachtblume ein Saftmal von einer anderen, aber auch hellen Farbe, so würde dasselbe in der Dunkelheit der Nacht gegen die Farbe der Krone nicht abstechen, folglich ohne Nutzen sein. Hätte sie aber ein dunkelgefärbtes Saftmal, so würde dies nicht in die Augen fallen, folglich ebenso unnütz sein als jenes".

5. Die Dichogamie. Mit diesem Ausdruck belegte Sprengel die schon oben (s. p. 34—36) näher beschriebene Einrichtung vieler Zwitterblüten, Antheren und Narben derselben zu ungleicher Zeit reifen zu lassen. Den Fall, in welchem sich bei *Epilobium* die Antheren früher öffnen als die Narbe belegungsfähig ist, nannte er männlich-weibliche Dichogamie (gegenwärtig als Prot-

andrie bezeichnet), den umgekehrten, von ihm bei *Euphorbia Cyparissias* aufgefundenen Fall: weiblich-männliche Dichogamie (jetzt Protogynie); den Gegensatz zur Dichogamie bildet die gleichzeitige Reife der beiden Geschlechtsorgane (Homogamie). Von Dichogamen erster Art zählt Sprengel unter den von ihm näher beschriebenen Pflanzen etwa 50 Beispiele auf, während er als weiblich-männlich aufser einigen Arten von Euphorbia nur noch *Scrophularia nodosa* kennt. Die Zeitdauer des männlichen Zustandes bestimmte er z. B. für die Blumen von *Chaerophyllum silvestre* zu sechs Tagen, wonach eine ungefähr ebenso lange Dauer des weiblichen Stadiums folgt; bei *Saxifraga granulata* giebt er für den männlichen Zustand 3—4 Tage, bei der weiblich-männlichen *Scrophularia nodosa* je zwei Tage für beide Stadien an. An der genannten *Saxifraga*-Art beobachtete er auch, dass ihre allerletzten Blumen keine Samenkapseln ansetzen, weil sie ihren Staub den nächst vorhergehenden Blumen mitteilen und ihr Stigma unbestäubt bleibt. Den umgekehrten Fall, dass die allerersten Blumen eines weiblich-männlichen Dichogamisten unbestäubt bleiben, fand er bei *Scrophularia nodosa* verwirklicht.

Über den Insektenbesuch, der für die Befruchtung aller ausgeprägt-dichogamen Zwitterblüten mit zusammenhängendem Pollen eine conditio sine qua non ist, äufsert Sprengel folgendes: „Es ist gewiss, dass viele Blumen von mehreren Arten von Insekten befruchtet werden, z. B. die Schirmblumen, die Euphorbien. Diese werden von allerlei Insekten besucht, weil ihr Saft denselben sobald in die Augen fällt, als sie sich den Blumen genähert haben, so dass denselben auch die dümmste Fliege leicht finden kann. Indem nun diese Insekten auf diesen Blumen auf eine unbestimmte Art umherlaufen, und bald die älteren, bald die jüngeren Blumen einer Umbella ihres Safts berauben: so müssen sie notwendig bald Antheren, bald Stigmate berühren und den Staub der ersteren auf die letzteren bringen, und zwar auf eine unbestimmte Art. Es ist aber auch gewiss, dass viele Blumen blofs von einer Art von Insekten, und zwar auf eine sehr bestimmte Art, befruchtet werden, da die übrigen entweder zu dumm sind, um zu wissen, wo der Saft versteckt ist, und wie sie zu demselben gelangen können, oder, wenn sie es wissen, entweder zu grofs sind, um in die Blumen hineinkriechen zu können, oder zu klein, als dass sie beim Hineinkriechen die Antheren und das Stigma berühren sollten. So wird, wie ich an seinem Ort beweisen werde, *Nigella*

arvensis blofs von den Bienen befruchtet, *Iris Xiphium* dagegen blofs von Hummeln, beide aber auf eine sehr bestimmte Art. Für die letztere Blume sind die Bienen zu klein und zu schwach, und können sich nicht in dieselbe hineinarbeiten. *Antirrhinum majus* wird, und zwar auf eine bestimmte Art, von einer grofsen Hummel befruchtet, *Antirrhinum Linaria* ebenso von einer kleinen Hummel. Die grofse Hummel kann die letztere Blume nicht befruchten, weil diese kleiner ist, als dass sie in dieselbe hineinkriechen könnte. Daher braucht die Hummel Gewalt, beifst ein Loch in den Sporn, welcher den Saft enthält, steckt durch dasselbe ihren Saugrüssel und verzehrt den Saft.“ „Was nun diejenigen Insekten betrifft, von welchen ich aus der Erfahrung beweisen kann, dass sie die Blumen befruchten, so sind dieses vorzüglich die Bienen und die Hummeln. Die Geschicktheit dieser Tierchen, den Saft zu finden, wenn er auch noch so sehr versteckt ist, hat mich oft in Erstaunen gesetzt. Wie klein sind nicht die Saftmaschinen des wilden Schwarzkümmels? Und wie viel kleiner ist nicht derjenige Teil derselben, welcher als eine kleine Büchse gestaltet und mit einem elastischen Deckel versehen ist, und den Saft enthält. Die Biene, vom ringförmigen Saftkanal geleitet, läuft im Kreise herum, öffnet jedes Büchschen und holt den Saft heraus. Wer keine Kenntnis von den Blumen hat, wird vielleicht, wenn er das *Antirrhinum majus* zum ersten Mal sieht, glauben, dass die Unterlippe desselben mit der Oberlippe ein einziges Stück ausmacht, denn beide schliefsen dicht aneinander; und aus dem gelben Fleck auf der Unterlippe wird er um soviel weniger das Gegenteil zu schliefsen imstande sein, da keinem einzigen Botaniker bisher der Endzweck desselben bekannt gewesen ist. Hat sich aber eine Hummel der Blume genähert, so wird sie nicht etwa erst Versuche anstellen, ob und wie sie hineinkommen könne. Da sie sehr wohl weifs was der gelbe Fleck bedeutet, so setzt sie sich sogleich auf die Unterlippe, entfernt dieselbe von der Oberlippe und kriecht zwischen beiden in die Blume hinein. Damit diese Tierchen die Blumen befruchten können, ist ihr Körper überall haarig, weil sie in dieser Blume mit diesem, in jener mit einem andern Teil desselben den Staub der Antheren abwischen und auf das Stigma bringen sollen. Dass diese Tierchen unter den Insekten einen vorzüglichen Rang behaupten, erhellt nicht nur aus dieser ihrer Geschicklichkeit, sondern auch aus der Vorsorge, welche die Natur für die Erhaltung ihres Lebens bei diesem Geschäft

getragen hat. Fliegen, welche einige Arten der *Asclepias* besuchen und befruchten, bleiben oft in einem gewissen Teil dieser Blumen, wie in einem Fangeisen hängen, und müssen entweder eines jämmerlichen Todes sterben, oder wenigstens ein Bein sitzen lassen, um ihr Leben zu behalten. Kleine Fliegen, welche einige Orchisblumen besuchen, bleiben an dem klebrigen Stigma, wie die Vögel an den Leimruten, sitzen und müssen sterben. Noch nie aber habe ich bemerkt, dass einer Hummel, und nur einige Mal, dass einer Biene bei dem Besuch einer Blume ein Unfall begegnet sei. Dass nun diese und andre Insekten, indem sie in den Blumen ihrer Nahrung nachgehen, zugleich, ohne es zu wollen und zu wissen, dieselben befruchten, und dadurch den Grund zu ihrer und ihrer Nachkommen künftigen Erhaltung legen müssen, scheint mir eine von den bewundernswürdigsten Veranstaltungen der Natur zu sein.“

Nach diesen allgemeinen Andeutungen geht Sprengel zur Anwendung seiner Theorie auf Einzelfälle über. Da der Gesamtbau einer Saftblume sich auf die Befruchtung derselben als letztes Endziel bezieht, so ist „diese Struktur vollständig erklärt, wenn man gezeigt hat, dass und wie alle Teile derselben zur Erreichung dieses Endzwecks das Ihrige beitragen.“ Die erste Frage, die man bei Untersuchung irgend einer Blume zu beantworten hat, ist die, ob sie eine Saftblume ist oder nicht.*) „Denn wenn man eine Saftblume für saftleer hält, so wird man schlechterdings nicht im stande sein, einen Grund anzugeben, warum sie diese und nicht eine andere Struktur erhalten habe. Wer z. B. die Scheibenblumen bei *Viburnum Opulus* oder bei den zahlreichen Arten von *Centaurea* für saftleer hält, der wird es nie ergründen, zu welcher Absicht die geschlechtslosen Randblumen da sind.“ Eine zweite Kardinalfrage ist die, ob eine Blume von Insekten besucht und befruchtet wird. Die Vernachlässigung dieser Frage wirft Sprengel mit Recht Linné und andern vorangehenden Botanikern vor, welche die in den Blumen eintretenden Veränderungen

*) Die des Honigsaftes entbehrenden Windblüten hat Sprengel in einer späteren Schrift vom Jahre 1811 (Die Nützlichkeit der Bienen und die Notwendigkeit der Bienenzucht, von einer neuen Seite dargestellt. Berlin. Vieweg, 81 Seiten) ausführlicher als im Hauptwerk behandelt. Die Schrift enthält auch nach Kirchner und Potonié (Die Geheimnisse der Blumen. Berlin 1893, p. 44, 45) mancherlei weitere biologisch wichtige Beobachtungen.

zu ausschliefslich aus dem Zweck mechanischer Selbstbestäubung erklären wollten und deshalb aufser stande waren, die Bedeutung der Nektarien, der Blumenkrone, ihrer Farbenzeichnung und überhaupt den harmonischen Zusammenhang aller Blütenteile unter einander zu erkennen. Man soll — sagt Sprengel — die Blumen nicht blofs im Studierzimmer, sondern „an ihren natürlichen Standorten untersuchen und besonders darauf Achtung geben, ob sie von Insekten und von welchen Insekten sie besucht werden, wie sich diese verhalten, indem sie in die Blumen hineinkriechen und ihren Saft verzehren, ob sie die Antheren und das Stigma berühren, ob sie irgend eine Veränderung an irgend einem Blumenteil hervorbringen etc. Kurz, man muss die Natur auf der That zu ertappen suchen.“ Die Blumen sind ferner zu verschiedenen Tageszeiten zu untersuchen, um festzustellen, ob sie Tages- oder Nachtblumen sind, und auch bei verschiedener Witterung, um ihre Schutzeinrichtungen gegen Regen kennen zu lernen. Besonders sind die Mittagstunden diejenige Zeit, in der man „fleifsig Beobachtungen anstellen muss. Denn die Tagesblumen erscheinen alsdann in ihrer gröfsten Schönheit, und buhlen mit allen ihren Reizen um den Besuch der Insekten, und ihre Befruchtung kann alsdann um so leichter von statten gehen, weil der Staub auch solcher Antheren, welche an der freien Luft liegen, völlig trocken ist. Die Insekten aber, denen die gröfste Hitze grade am liebsten ist, sind alsdann in und auf den Blumen in der gröfsten Thätigkeit, um, ihrer Absicht nach, im Nektar derselben zu schwelgen, nach der Absicht der Natur aber, um sie zugleich zu befruchten. Im Reiche der Flora, deren Weisheit nicht minder bewunderswert ist, als ihre Schönheit, geschehen alsdann Wunderdinge, von welchen der Stubenbotaniker, welcher unterdessen sich damit beschäftigt, den Forderungen seines Magens ein Genüge zu thun, nicht einmal eine Ahnung hat.“

Sprengel giebt dann Fingerzeige zur Auffindung der Saftdrüsen. Man solle z. B. stets bei dem Fruchtknoten als dem Mittelpunkt der Blüte zu suchen anfangen und von da zu den peripherischen Teilen fortschreiten, weil man bei umgekehrtem Verfahren sonst leicht zu Irrtümern geführt werde. Bei röhrenförmigen Kronen sitzt die Saftdrüse jederzeit im Grunde, nicht am Eingang derselben. Auch die Kleinheit der Saftdrüse darf nicht Veranlassung geben, sie zu übersehen. So sind die „Blumen der Schirmpflanzen sehr klein und haben dennoch eine Saftdrüse und

Saft. Wie grofs aber ist nicht die Anzahl der Blumen einer solchen Pflanze? Der Saft, den sie insgesamt enthalten, verschafft einer Fliege eine überflüssige Mahlzeit . .“ Auch die kleinsten Blumen der Kompositen wie *Achillea* u. a. enthalten Saft, die strahlenden Randblüten ausgenommen. Die Saftdrüse braucht auch kein besonderer und von den übrigen Organen unterschiedener Blütenteil zu sein, sondern jeder Blütenteil, wie der Fruchtknoten, der Blütenboden, ein Teil der Krone oder ein Filament, kann den Saft absondern. Sprengel giebt auch die Glätte der Nektarien als spezifisches Merkmal derselben an, da er das Vorkommen von Saftdrüsen, die aus Haaren den Nektar (z. B. bei *Weigelia*) absondern, nicht kannte. Mit Auffindung der Saftdrüse ist zugleich auch der Safthalter ermittelt, dessen innere Glätte ein gutes Kennzeichen desselben ist. Befinden sich derartige Stellen im Umkreis der Saftdrüse unterhalb eines Haar- oder Wollkranzes, so sind sie sicher als Safthalter anzusprechen. Ob die in einer Blume abgesonderte Flüssigkeit wirklich Nektar und nicht etwa ein Regentropfen ist, lässt sich nicht immer am Geschmack unterscheiden, da die Honigtropfen oft winzig klein sind. In diesem Falle entscheidet das konstante Auftreten derartiger Tröpfchen an immer gleicher Stelle der Blume über ihre Natur. Um ganz sicher zu gehen, stelle man derartige Blumen in noch unaufgebrochenem Zustande mit ihren Stielen in Wasser und beobachte an den sich allmählich öffnenden Blüten die Saftausscheidung. Manche Saftblumen wie die von *Jasione montana* stellen in ungünstiger Jahreszeit ihre Honigsekretion ein, was unter Umständen zu Täuschungen veranlassen kann. Oft lässt häufiger Insektenbesuch einer Blume auf Nektargehalt schliefsen, doch muss man beachten, dass auch saftlose Blumen des Pollens wegen z. B. von Bienen und Hummeln aufgesucht werden. Blumen, deren Inneres gegen Benetzung durch Regen geschützt ist, und die z. B. enge Röhren, herabhängende Glocken u. dgl. bilden, haben in der Regel auch Saftdrüsen. Desgleichen sind Blumen mit Saftmal zugleich meist Saftblumen. Andrerseits giebt es Blumen, wie z. B. die von *Chelidonium*, *Papaver* u. a., die eine auffallend gefärbte Krone und trotzdem keine Saftdrüsen haben (die jetzigen Pollenblumen); sie werden von den Bienen des Blütenstaubs wegen besucht und auch von ihnen befruchtet. „Denn wenn sie auf eine mechanische Art (d. h. durch Selbstbestäubung oder Wind) befruchtet werden sollen, so ist der Umstand, dass Bienen ihren

Staub sammeln, den Blumen nicht vorteilhaft, sondern nachteilig, weil ihre Befruchtung ebensosehr erschwert wird, als ihr Staubvorrat vermindert wird. Folglich würde ihre Krone blofs dazu dienen, dass Bienen, durch dieselbe herbeigelockt, ihre Befruchtung erschweren, und sie würde denselben den gröfsten Schaden, welcher durch keinen Vorteil aufgewogen würde, verursachen, welches ungereimt ist.“ Ob alle durch Geruch ausgezeichneten Blumen nektarhaltig sind, lässt Sprengel unentschieden und spricht allen Blüten ohne eigentliche Krone oder gefärbten Kelch, sowie geruchlosen Blumen den Nektar ab. Ihre Befruchtung erfolgt auch nicht durch Insekten, sondern auf mechanische Art durch den Wind (die jetzt als Windblüter bezeichneten Pflanzen). Sie unterscheiden sich von den durch Insekten bestäubten Blumen zunächst durch die gröfsere Menge ihres Blütenstaubes, so besonders bei der Kiefer, Haselnuss, Erle u. a., der beim Schütteln der blühenden Zweige als Wölkchen davonfliegt. Bei Insektenblumen wird dagegen der Pollen sehr sparsam hervorgebracht, und ihre Blütenzweige geben beim Schütteln keine Staubwolke. Auch ist der Blütenstaub bei jenen kätzchentragenden Bäumen trocken und lässt sich leicht wegblasen, während er bei den Blumen der zweiten Art ein feuchtes, zusammenhängendes Mehl bildet. Bei den Windblütern treten ferner Antheren und Narben frei an die Luft, damit der Wind den Pollen von diesen auf jene führen kann; auch müssen „ihre Stigmate von ansehnlicher Gröfse sein, weil, wenn sie sehr klein sind, es nur selten geschehen kann, dass sie Staub halten.“

Besondere Schwierigkeiten machten den Deutungsversuchen Sprengels die Gräser; er erkannte an der Menge und Flüchtigkeit ihres Blütenstaubes, der Länge und Dünne ihrer Filamente, der Gröfse und Gestalt der Narben und dem Mangel an Insektenbesuch richtig ihre Windblütigkeit. Da er aber ihre aus saftreichem Gewebe bestehenden Blütenschüppchen (lodiculae) für echte Nektarien hielt, konnte er sich den Zweck*) derselben in keiner Weise erklären.

*) Die genannten Organe leisten nämlich bei Öffnung der anfangs geschlossenen Spelzen als Schwellkörper wesentliche Dienste, und auch die Saftausscheidung scheint dabei von Bedeutung zu sein. Übrigens saugen Insekten unter besonderen Umständen, nämlich durch Empusapilze erkrankte Schwebfliegen, mit Vorliebe gerade den Saft von Grasblüten z. B. von Molinia coerulea u. a. (Vergl. Ludwig, Lehrbuch der niederen Kryptogamen, p. 185.) Vergl. auch P. Knuth in den Anmerkungen zu Sprengels entdecktem Geheimnis in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften Bd. 48, p. 181.

Viele windblütige Pflanzen, wie Pappel, Haselnuss, Erle u. a. öffnen ihre Blüten vor Entfaltung der Blätter, damit, wie schon Linné bemerkt hat, die Überführung des Staubes nicht durch die Blätter verhindert werde. Sprengel erklärt die ähnliche Erscheinung bei einigen Saftblumen (*Cornus mas*, *Daphne Mezereum*, *Petasites*, *Tussilago* und mit später Blütezeit auch *Colchicum*) durch den Umstand, dass gerade bei diesen Blumen, die während ihrer Blütezeit die ausschliefsliche oder wenigstens hauptsächliche Nahrungsquelle für die Insekten bilden, besondere Anlockungsmittel nötig sind, damit sie leicht und bequem aufgefunden werden können; die teilweise Verdeckung der Blumen durch Blätter würde diese Absicht vereiteln.

Da der Endzweck der Krone nach der Theorie Sprengels in der Anlockung von Insekten besteht, so muss dieselbe stets so grofs als möglich ausgebildet werden, wobei ihr nur durch die Dimensionen der ganzen Blütenanlage eine Grenze gesetzt ist. Bei eingeschlechtigen Pflanzen, wie *Valeriana dioica*, *Bryonia alba* u. a. pflegen die männlichen Blumen gröfser zu sein als die weiblichen, was Sprengel (p. 66) damit erklärt, dass naturgemäfs zuerst die männlichen Blüten ihres Staubes von den Insekten beraubt und dann erst die weiblichen aufgesucht werden müssen, wenn Befruchtung eintreten soll, und dass aus diesem Grunde die männlichen Blüten anziehender gestaltet seien; das umgekehrte Verhalten würde ihm „als ein dem menschlichen Verstande unauflösbares Rätsel" erscheinen. Die Stellung der Blüten denkt sich Sprengel nicht vom Insektenbesuch, sondern von der Art der Fruchtbildung und der Aussäung abhängig.

Die Stellung der Staubfäden und Griffel wird durch das Gesetz geregelt, dass „Antheren und Stigma sich gerade an derjenigen Stelle befinden, wo sie von dem zur Befruchtung der Blume bestimmten Insekt, indem es in dieselbe hineinkriecht, berührt werden müssen." Aus diesem Grunde fehlt in manchen Blumen z. B. bei *Parnassia* der Griffel oder in den Orchisblnmen die Filamente. Die Verwahrung der Antheren und der Narbe gegen Regen unterbleibt in einigen Fällen, z. B. bei den Malvenblumen, obgleich die Nässe sowohl dem Pollen als der Narbenfeuchtigkeit schädlich ist. Dagegen legt die Natur beim Schutze des Nektars gröfsere Sorgfalt an den Tag. „Der Saft ist nämlich in den Blumen das, was in einer Uhr die Feder ist. Nimmt man der Blume den Saft, so macht man dadurch alle ihre übrigen

Teile unnütz, so vernichtet man ihren letzten Endzweck, nämlich die Hervorbringung der Frucht.“ Denn „wäre der Saft durch den Regen verdorben worden, so könnte das Insekt leicht eine Abneigung gegen die ganze Art bekommen, folglich sich zu einer anderen wenden und jene unbefruchtet lassen.“

Auch die Dauer des Blühens ist wohl zu beachten; so hat z. B. das Übersehen des Umstandes, dass bei *Scrophularia nodosa* die Blumen etwa 2 Tage lang geöffnet sind, ehe die Antheren ausstäuben, Kölreuter zu unrichtigen Vorstellungen über die Bestäubungseinrichtung dieser dichogamen Pflanze geführt.

Sprengel versucht weiter die regelmäfsige oder zygomorphe Gestalt der Blumen aus seiner Theorie zu erklären, wobei er drei Momente in Betracht zieht: die Stellung der Blume an der Inflorescenz, die Notwendigkeit des Nektarschutzes und die Bestäubung durch Insekten. An vier verschiedenen Beispielen, nämlich an der aufrechtstehenden Blume von *Dianthus superbus*, der gerade herabhängenden von *Leucojum vernum*, der horizontalstehenden von *Lamium album* und der schief abwärtshängenden von *Digitalis purpurea*, zeigt er, dass die Bildung einer regulären oder irregulären (d. h. nur durch eine senkrechte Fläche in zwei gleiche Teile zerlegbaren) Krone, das ringsum gleiche oder einseitig angebrachte Saftmal, die Lage desselben an der inneren oder äufseren Kronenfläche, der Sitz der Schutzhaare am Blüteneingang oder am Blütengrunde zu der terminalen oder seitlichen, sowie der aufrechten oder hängenden Stellung der Blumen in innigster Beziehung stehen, und dass durch diese Momente eine ganz bestimmte Art der Ausbeutung der Blume durch die Insekten herbeigeführt wird. Es ergiebt sich schliefslich der allgemeine Satz, dass „gerade aufrechtstehende und gerade herabhängende Blumen, weil bei ihnen keine untere und obere Seite stattfindet, sondern alle Seiten von gleicher Höhe sind, regulär sein müssen, damit das Insekt, es mag sich setzen, auf welche Seite es will, dieselben befruchten könne.“ Dagegen müssen horizontale Blumen, „weil sie eine obere und untere Seite haben und das Insekt jedesmal sich auf die untere setzt und auf einer von beiden hineinkriecht, irregulär sein, indem die Art und Weise, wie die Befruchtung von demselben geschehen soll, nur nach diesem einzigen Fall bestimmt werden muss.“ An den Blüten von *Dianthus* muss das Insekt, da es sich in beliebiger Weise auf die eine oder die andere Blumenblattplatte setzen kann, in

der Art die Bestäubung bewirken, dass es in der jüngeren Blume den Staub von den Antheren abstreift und in der älteren denselben wieder an dem Stigma absetzt. „Folglich müssen die Stigmate und die Antheren nicht nur eine reguläre Stellung gegen die fünf Kronenblätter und zur Blütenaxe haben, sondern auch wegen der besonderen Art der Befruchtung diese (d. h. die Antheren) ungefähr eben den Raum einnehmen, wie jene (d. h. die Narben).“ Beide Organe stehen daher in der Mitte der Blüte. Bei *Lamium* müssen „die blühenden Antheren in der jüngeren Blume eben dieselbe Stelle einnehmen, welche das blühende Stigma in der älteren erhält, damit die Hummel sowohl jene als diese mit eben demselben Teil ihres haarigen Körpers berühre; weil aber die Hummel nicht von verschiedenen Seiten, sondern nur von einer Seite und jedesmal auf die nämliche Art, in die Blume hineinkriecht, so ist es nicht nötig, dass die Antheren und das Stigma eine bezüglich der Blütenaxe reguläre Stellung haben“, sondern es „biegen sich die Filamente und der Griffel aus der Röhrenaxe heraus und nach der vordersten Seite zu.“ Ähnlich ist es auch bei *Digitalis*, während bei *Leucojum* wie bei *Dianthus* Filamente und Griffel ihre zentrale Stellung beibehalten.

Die „Bestimmung eines Insekts“ — gegenwärtig würden wir sagen: seine Anpassung — für eine gewisse Blumenform erschliefst Sprengel zunächst daraus, dass beide in ihren Gröfsendimensionen einander genau entsprechen müssen, und dann der Körper des Besuchers gerade ausreicht, um beim Hineinkriechen die Antheren (in der jüngeren Blume) oder das Stigma (in der älteren) berühren zu können. Auch das konstante Auftreten eines Insekts an einer bestimmten Blume lässt die gegenseitige Abhängigkeit beider mutmafsen. Das Gegenteil ist anzunehmen, wenn z. B. der Nektar einer Blume gewissen Insekten schädlich ist, was Sprengel für Bienen an *Iris germanica* behauptet, oder wenn die betreffenden Insekten, wie Käfer, Ohrwürmer u. dergl. zarte Blütenteile verzehren, oder an den Blumen, z. B. an *Linaria* die Hummeln, gewaltsam Löcher beifsen, um zum Honig zu gelangen (Blumeneinbrüche).

Die Saftblumen zerfallen nach Sprengel bezüglich ihres Insektenbesuchs in solche, die für mehrere Arten von Insekten und die, welche nur für eine Art derselben bestimmt sind. In ersterem Falle muss die Erzielung der Frucht leichter vor sich gehen als

in letzterem, — ein Schluss, den Sprengel durch die Erfahrung bestätigt fand. So erzeugen z. B. die Schirmblumen und Euphorbien, deren Blüten von Insekten verschiedener Gruppen bestäubt werden, sehr zahlreiche Samen, die Irisarten aber, die nur von Hummeln befruchtet werden können, oft unvollkommene Fruchtkapseln ohne Samen. Auch die Scheinsaftblumen, wie die Osterluzei und manche Orchideen, setzen wegen seltenen Insektenbesuches nur spärlich Frucht an. Die Befruchtung bleibt auch häufig bei ausländischen Pflanzen aus, die bei uns entweder in Gewächshäusern gezogen werden oder bei Kultur in freiem Lande nicht den geeigneten Insektenbesuch finden.

Das wesentlichste allgemeine Ergebnis, das Sprengel aus seinen Blumenuntersuchungen zog, drückt er in folgender Weise aus: „Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich wenigstens ebenso viele Zwitterblumen Dichogamisten sind: so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle." In diesem Satze ist die Notwendigkeit der Fremdbestäubung für die Erhaltung vieler Pflanzenarten insofern angedeutet, als die Verhinderung der Selbstbestäubung durch Diklinie und Dichogamie als eine Naturabsicht betrachtet wird. Die Möglichkeit der Selbstbestäubung — oder, wie Sprengel es nennt, derjenigen mechanischen Befruchtung, bei welcher die Antheren unmittelbar das Stigma berühren (p. 29) — leugnet er nicht. Er hatte u. a. ein Blütenexemplar von *Lilium Martagon* (s. p. 188) in seinem Garten mit einem Gazebeutel zur Abhaltung der Insekten überzogen, während er ein zweites unbedeckt liefs, und fand nun nach einiger Zeit zu seinem Erstaunen, dass nur die Blumen des ersten Exemplars reife Samen hervorgebracht hatten, während die der zweiten unbedeckten Pflanze unbefruchtet geblieben waren. Dieses Ergebnis suchte er dadurch zu interpretieren, dass im ersten Falle Berührung des Stigma mit ein oder zwei Antheren anzunehmen, im zweiten Falle dagegen die Unfruchtbarkeit auf Kränklichkeit oder Alter der betreffenden Pflanze zurückzuführen sei. Einen zweiten Versuch machte er mit *Hemerocallis fulva*, deren Blüten er mit eigenem Pollen bestäubte. Da hier keine Samenbildung eintrat, neigte er sich zu der Ansicht, dass auch bei homogamen Pflanzen Selbstbestäubung ohne Erfolg sein

könne.*) In anderen Fällen, z. B. bei *Berberis*, *Vinca***) u. a., hält er dagegen Selbstbestäubung für wahrscheinlich. Eine klare Ansicht über die beiden Hauptarten der Bestäubung hat er somit ebensowenig besessen, wie sein Vorgänger Kölreuter.

Sprengel begnügte sich keineswegs mit der Aufstellung einer allgemeinen Theorie, sondern suchte diese an möglichst zahlreichen Fällen zu prüfen. Gerade die aufserordentlich eingehende Durchführung dieser Einzelbeobachtungen ist sein Hauptverdienst, und in ihnen liegt auch der Schwerpunkt seines blütenbiologischen Werkes. Bei der Fülle des Stoffes können hier nur solche von Sprengel erläuterte Blumeneinrichtungen erwähnt werden, die ein besonderes historisches Interesse haben.

Das gilt zunächst für die Blüte von *Salvia pratensis*, deren eigenartigen Mechanismus unser Autor sehr anschaulich beschreibt. (p. 61.) „Indem eine Hummel in die Blüte hineinkriecht, stöfst sie den untersten (vorher genau beschriebenen) Teil der Filamente in die Höhe. Dabei springt zugleich der oberste Teil der Filamente aus der Oberlippe der Krone heraus, umfasst mit seinen Enden den haarigen Rücken der Hummel, und streift den Staub der an jenen sitzenden Antheren an diesem ab. Sobald aber die Hummel wieder herauskriecht, und der unterste Teil der Filamente wieder hinabspringt, so springt der oberste Teil derselben in die Höhe, und verbirgt sich wieder in der Oberlippe. Mit dem Staube dieser Blume beladen fliegt hierauf die Hummel auf eine andere Blume. Indem sie sich auf die Unterlippe ihrer Krone setzen will, berührt sie mit ihrem bestäubten Rücken das aus der Oberlippe weit hervorragende Stigma, streift den mitgebrachten Staub an dasselbe ab, und befruchtet auf solche Art die letztere Blume mit dem Staube der ersteren.“ Die auch in diesem Fall zur Sicherung der Fremdbestäubung vorhandene Proterandrie hat Sprengel richtig erkannt. Die bereits von Kölreuter (s. oben)

*) Diese hier angeführten Bestäubungsversuche Sprengel's lassen ihn, im Vergleich zu Kölreuter, als den weniger umsichtigen Experimentator erscheinen, wennschon er den letzteren Forscher an Beobachtungsschärfe und Divinationsgabe überragte; offenbar hat Sprengel bei obigen Versuchen eine ganze Reihe weiterer Faktoren, die das Ergebnis beeinflussen konnten, aufser Acht gelassen.

**) Bei *Vinca major* nimmt Sprengel (p. 137) an, dass Blasenfüfse den Pollen von den Antheren auf das Stigma schleppen; Früchte der Pflanze hat er allerdings nicht gefunden.

beschriebene Einrichtung von *Iris* verführte Sprengel zu einer etwas sonderbaren Hypothese. Er hatte nämlich beobachtet, dass eine Hummel nach Bestäubung des ersten Narbenlappens einer Blume auch mit dem zweiten und dritten Narbenlappen derselben Blume ebenso verfuhr, was er sich folgendermafsen zurecht legte (p. 75). „Stellt man sich ein jedes Dritteil als eine besondere Blume vor, so ist dieselbe auch eine Zwitterblume. Es erhellt aber aus dem Gesagten, dass eine solche Partialblume nicht durch ihren eigenen Staub, sondern durch den Staub einer andern befruchtet wird. Hierin sind also diese Blumen den dichogamischen Blumen ähnlich. Denn auch diese werden nicht durch ihren Staub befruchtet, sondern die älteren durch den Staub der jüngeren, oder umgekehrt, die jüngeren durch den Staub der älteren. Hieraus scheint sich zu ergeben, was ich in der Einleitung gesagt habe, nämlich dass die Natur nicht will, dass irgend eine Zwitterblume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle." Sprengel hat hier den bereits von Kölreuter erwähnten Umstand übersehen, dass nämlich die Antheren sich früher öffnen als sich die Narbenlappen in einer für die Pollenbelegung geeigneten Stellung befinden, und scheint daher wohl zu Gunsten seiner Theorie die oben erwähnte Annahme aufgestellt zu haben.

Über die Blüte von *Asclepias* hatte Kölreuter ebenfalls schon Beobachtungen (in den Acta Academiae Theodoro-Palatinae, T. III, p. 41 ff.) veröffentlicht und richtig die paarweise an hornartigen, schwarzen Klammern (Klemmkörpern) hängenden Beutelchen (jetzt als Pollinien bekannt) als die männlichen Geschlechtsteile der Blüte gedeutet, was vor ihm bereits durch Jacquin geschehen war. Letzterer hatte auch den fleischigen, walzenförmigen Körper, der auf den beiden Griffeln der Asclepiasblüte sitzt, als Stigma bezeichnet, während Kölreuter letzteres auf der inneren Oberfläche der Taschen suchte, in welchen die Pollinien eingeschlossen liegen, so dass ihm hier unmittelbare Berührung von Antheren und Stigma — also unvermeidliche Selbstbestäubung — vorzuliegen schien. Sprengel beobachtete nun an der Blume von *Asclepias fruticosa* (p. 139 ff.), dass von ihren Klemmkörpern die Beine blumenbesuchender Insekten wie in einem Fangeisen festgehalten werden, und dass beim Herausziehen eines solchen in die Falle geratenen Beines der Klemmkörper nebst seinen beiden zugehörigen Beutelchen vom Insekt mitgenommen und überall hin -- unter Umständen auch auf die Narbe einer Asclepias-

blüte — getragen wird. Leider übersah Sprengel den wahren Sitz des Stigmas, das er irrtümlich an die Oberfläche des erwähnten fleischigen Körpers verlegte, und es blieb ihm daher ein wesentlicher Teil des merkwürdigen Bestäubungsapparats unbekannt.

Besser gelang ihm die Deutung der Blumeneinrichtung von *Passiflora* (p. 160 ff.). die weder von Linné, noch von Medikus richtig verstanden worden war, weil sie beide von der Dichogamie nichts wussten. Auch an der dichogamen Blüte von *Parnassia* führte Sprengel den Nachweis, dass sie unmöglich, wie der Verfasser der Sponsalia plantarum behauptet hatte, für mechanische Selbstbestäubung eingerichtet sein könne; er entdeckte u. a. an genannter Blume die beiden an der Innenseite ihrer „Saftmaschinen“ (jetzt als Staminodien bekannt) liegenden, nektarhaltigen Grübchen und erkannte ferner das eigentümliche Verhalten ihrer Staubgefäfse als ein Mittel der Fremdbestäubung. Eines der Staubgefäfse streckt sich nämlich im Verlauf der Blütenentwickelung, seine Anthere legt sich der Spitze des griffellosen Ovariums an und springt dann nach oben auf; indem ein zweites Staubgefäfs dieselbe Bewegung wiederholt, biegt sich das erste nach aufsen zurück u. s. f. Erst nach dem Abblühen sämtlicher fünf Staubgefäfse wird die Narbe empfängnissfähig. Hier fand also Sprengel sein Gesetz, nach dem die blühenden Antheren in jüngeren Blüten ebendieselbe Stelle einnehmen müssen, wie an älteren das Stigma, deutlich verwirklicht. Auch an den Schmetterlingsblumen, für die der Verfasser der Sponsalia angegeben hatte, dass in ihrem Schiffchen Antheren und Stigma festeingeschlossen seien, damit dieses von jenen befruchtet werde, und dass ihre Fahne zum Abhalten des Regens bestimmt sei, stellte Sprengel Einrichtungen fest, welche die Bestäubung durch Insekten als durchaus notwendig erscheinen lassen; er schreibt z. B. über *Vicia sepium* (p. 358): „Ich ward nicht nur überzeugt, dass diese Blumen von den Insekten befruchtet werden, sondern sah auch die Ursache ihrer Struktur, vornehmlich der Struktur des Schiffchens, ein. Das Schiffchen dient blofs dazu, die Antheren und das Stigma vor der Nässe zu verwahren, und dass das Insekt, welches eine solche Blume besucht, sich auf dasselbe setzen könne. Sobald dies geschehen ist, drückt es dasselbe vermöge seiner Schwere herab, entblöfst dadurch die Antheren und das Stigma, berührt beide mit seinem Unterleibe, und streift den Staub von jenen ab, und bringt

ihn auf dieses. Nachdem es den Saft verzehrt und die Blume verlassen hat, so begiebt sich das Schiffchen nach und nach wieder in die Höhe, und umschliefst und verbirgt die Antheren und das Stigma ebenso als vor dem Besuch.“ Sprengel entdeckte auch die Honiglosigkeit der monadelphischen Schmetterlingsblumen, wie *Spartium scoparium*, *Lupinus*, *Genista* u. a., ferner die beiden Saftzugänge bei den diadelphischen Papilionaceen, die Griffelbürste bei *Phaseolus* u. a. und erklärte die Funktion der verschiedenen Teile der Schmetterlingsblüte wie z. B. der Fahne und ihres Nagels, des Filamentcylinders, des Schiffchens u. s. w. in trefflicher Weise. Bei *Phaseolus* vermutete er auch Dichogamie, ohne diesen Gedanken jedoch weiter zu verfolgen.

An *Viola*-Arten, von denen der Verfasser der Sponsalia plantarum ein Fortschleudern des Pollens aus den Antheren zu den Narben behauptet hatte, und deren Bestäubungseinrichtungen Sprengel (p. 386 ff.) in allen Einzelheiten aufzuklären bemüht war, stellte letzterer durch den direkten Versuch fest, dass ihre Blumen bei künstlicher Absperrung der bestäubenden Insekten unbefruchtet bleiben; von letzteren beobachtete er an unbedeckt wachsenden Exemplaren mehrere Arten von Bienen und Hummeln. Die „kronenlosen“ Blüten von *Viola mirabilis*, die allein den Samen hervorbringen (nach der jetzt üblichen Bezeichnung die k l e i s t o g a m e n Blüten), während die kronentragenden unfruchtbar bleiben, kannte er nicht aus eigener Anschauung und äufserte deshalb über sie einige irrige Vermutungen.

Ferner sind die Beobachtungen Sprengels über Orchideen wichtig, deren Blütenteile von Linné und Kölreuter zum teil in unrichtiger Weise gedeutet waren und auch von späteren Forschern immer wieder verkannt wurden. Sprengel kam zuerst an *Orchis latifolia* (p. 402) auf die richtige Spur und schrieb darüber: „Indem ich diesen Teil (nämlich das bisher unrichtig gedeutete Stigma) einstmals genau betrachtete, sah ich, dass ein Staubkölbchen („Pollinium“ nach jetziger Bezeichnung) in Gestalt eines körnigen Wesens an demselben klebte. Ich durchsuchte die beiden Fächer und fand, dass das eine von den Staubkölbchen fehlte, welches also eben dasjenige war, welches auf der klebrigen Stelle safs. Nachdem ich ähnliches in mehreren Blumen gefunden hatte, machte ich den Schluss, dass diese klebrige Stelle das wahre Stigma sei. Aber wie kommen denn die Staubkölbchen auf dieses Stigma, fragte ich mich selbst. Denn dass sie von selbst aus

ihren Fächern sollten herausfallen können, oder dass der Wind sie sollte herauswehen können, daran ist nicht zu denken. Ich nahm also einen dünnen Grashalm oder was es sonst war, berührte damit das unterste Ende der beiden Fächer und sah voll Verwunderung, dass ich damit ein kleines Kläppchen zurückstofse, und ein Staubkölbchen herausholte. Ein solches Kölbchen liegt zwar in seinem Fach wohl verschlossen; es ist aber nirgends angewachsen, sondern ganz isoliert. Eine Anthere ist es zwar, einen Staubbeutel aber kann man es nicht nennen, da es nicht eine Haut um sich hat, sondern aus lauter Staub besteht. Es hängt an einem Faden, und dieser Faden wieder an einem Kügelchen, welches nicht im Fach eingeschlossen liegt, sondern sich aufserhalb desselben befindet, aber dennoch nicht in die Augen fällt, weil es von dem Kläppchen verdeckt wird. So wie ich also mit dem Grashalm dies Kläppchen zurückgestofsen hatte, so war das Kügelchen von jenem berührt worden, und war an demselben kleben geblieben: folglich musste, als ich mit dem Grashalm eine kleine Bewegung machte, das Staubkölbchen aus dem Fach herauskommen." Sprengel war nun überzeugt, dass die Blüten von *Orchis* von Insekten befruchtet werden, und dass dieselben beim Hineinkriechen in den Sporn „das Kläppchen zurückstofsen, ein Staubkölbchen aus dem Fach herausziehen, und sobald dasselbe das klebrige Stigma berührt, es wieder verlieren und an demselben sitzen lassen, wodurch der Fruchtknoten befruchtet wird!" An *Orchis* gelang es unserem Forscher nicht, die bestäubenden Insekten auf der That zu ertappen, wohl aber bei *Listera ovata*, auf deren Blüten er kleine Schlupfwespen und einen schwarzen Käfer bemerkte, an deren Kopf einige Staubkölbchen als zierlicher Kopfschmuck angekittet waren. Einstmals war er so glücklich, „es mit anzusehen, wie eine Blume von einem Insekt der ersten Gattung befruchtet wurde. Dasselbe war mit Staubkölbchen versehen, und nachdem es auf der Unterlippe der Blume ganz hinaufgekrochen war, berührte es mit dem Staubkölbchen das Stigma. Als es hierauf eine kleine Bewegung machte, blieb ein Teil der Staubkölbchen am Stigma kleben, den gröfseren Teil aber behielt das Insekt. Es ist aber nicht zu zweifeln, dass der zurückgebliebene Teil schon im Stande war, den Fruchtknoten zu befruchten."

Schliefslich ist noch eine von Sprengel bei *Hottonia palustris* (p. 103) gefundene Thatsache anzuführen, die er folgender-

maſsen beschreibt. „Einige Pflanzen haben lauter solche Blumen, deren Staubgefäſse innerhalb der Kronenröhre befindlich sind, deren Griffel aber aus derselben hervorragt, und andere lauter solche Blumen, deren Griffel kürzer ist, deren Staubgefäſse aber länger sind, als die Kronenröhre. Ich glaube nicht, dass dieses etwas Zufälliges, sondern eine Einrichtung der Natur ist, ob ich gleich nicht im stande bin, die Absicht derselben anzuzeigen.“ Hier hat Sprengel eine Blumeneinrichtung erwähnt, die jetzt als Heterostylie*) bezeichnet wird. Merkwürdigerweise erging es Sprengel mit derselben ähnlich wie früher Kölreuter mit der Dichogamie, indem er ihre auſserordentliche blütenbiologische Bedeutung übersah. Erst viele Jahrzehnte später gelang es Darwin, die Ungleichgriffligkeit als eine der Dichogamie gleichwertige Blüteneinrichtung in ihr wahres Licht zu setzen.

Mit Absicht wurden auf den vorangehenden Seiten vielfach die Worte Sprengel's, wie auch früher die seines Vorgängers Kölreuter citiert. Der Leser gewinnt auf diese Weise am besten ein Urteil teils über den historischen Anteil beider Forscher an der Grundlegung der Blütenbiologie, teils auch über den Charakter ihrer Naturauffassung. Beide betrachten in teleologischer Weise die Natur als ein nach Menschenart handelndes und denkendes Wesen, das bei den Blumenschöpfungen bestimmte Absichten und Zwecke zu verwirklichen strebt, und sich dabei oft in sonderbare Widersprüche verwickelt. Trotzdem darf man sagen, dass kaum ein wichtiges Teilgebiet der Blütenbiologie existiert, welches nicht in den einander ergänzenden Werken Kölreuter's und Sprengel's andeutungsweise berührt worden wäre. Selbst wenn darin alle teleologischen Betrachtungen und Deutungen gestrichen werden, bleibt ein derartiger Reichthum thatsächlicher Entdeckungen bestehen, dass ihm auch die spätere Litteratur nur wenig Ebenbürtiges gegenüberstellen kann. In Rücksicht hierauf halte ich es für ungerecht, den Grundgedanken dieser Werke als verfehlt zu bezeichnen, zumal dieselbe Art der Naturauffassung in zahlreichen anderen Schriften des vorigen Jahrhunderts wiederkehrt und also auch den Zeitgenossen Kölreuter's und Sprengels kaum aufgefallen sein wird. Die Frage, aus welchen Gründen die Forschungen beider Männer lange Zeit hindurch nicht die ihnen gebührende

*) Dieselbe wurde ziemlich gleichzeitig mit Sprengel auch von W. Curtis (Flora Londinensis I. Edit. 1777—1787) und Persoon (in Usteri's Annalen, 1794, 11. Stück) an *Primula* bemerkt.

Anerkennung fanden, bedarf einer besonderen Erörterung, die dem nächstfolgenden Abschnitt vorbehalten bleibt. Beide haben thatsächlich den Grundriss des Gebändes entworfen, an dessen Fortbau noch gegenwärtig gearbeitet wird. Kölreuter suchte die blütenbiologischen Fragen mehr auf experimentellem Wege zu lösen, Sprengel ragte besonders durch Beharrlichkeit bei der Einzeluntersuchung und durch spekulative Fähigkeiten hervor. Wem von beiden die Palme gebührt, lässt sich kaum entscheiden.

Noch ein dritter Mann am Ende des achtzehnten Jahrhunderts ist zu nennen, der in hervorragender Weise auf gärtnerischem Gebiet thätig war und Erfahrungen sammelte, die dereinst einen neuen Schlüssel zur Erklärung der von Kölreuter und Sprengel entdeckten Blumeneinrichtungen liefern sollten. Es war dies Thom. Andr. Knight (1758—1838), der längere Zeit hindurch Präsident der Londoner Gartenbaugesellschaft war und zahlreiche Versuche zur Erzielung verbesserter Sorten von Obstbäumen und Nutzpflanzen anstellte. Er verfolgte dabei den Gedanken, in ähnlicher Weise, wie es bei den Haustieren geschieht, durch Rassenkreuzung die Nachkommenschaft von Kulturpflanzen zu kräftigen und ertragsfähiger zu machen. Besonders an Erbsen gewann er durch künstliche Kreuzung verschiedener Sorten vorzügliche Resultate und sprach schon 1799 den Satz aus (vgl. Focke, Pflanzenmischlinge, p. 432, 433): „that nature intended that a sexual intercourse should take place between neighbouring plants of the same species.“ Auch stellte er (vgl. H. Müller, Befrucht. d. Blumen, p. 26) die Theorie auf, „dass keine Pflanze sich auf die Dauer vieler Generationen selbst befruchte.“ Diese Einsicht in die Vorteile der Rassenkreuzung blieb jedoch zunächst auf die Kreise einzelner praktischer Pflanzenzüchter beschränkt und wurde von den wissenschaftlichen Botanikern nicht beachtet. Knight selbst verknüpfte auch seine auf dem Gebiete der Pflanzenzüchtung gewonnenen Erfahrungen keineswegs mit den Entdeckungen, die Kölreuter und Sprengel über die Notwendigkeit der Fremdbestäubung bei zahlreichen Blumenarten gemacht hatten. Der Gedanke, dass diese Einrichtungen ebenfalls etwa eine Kreuzung verschiedener Individuen und damit eine Kräftigung von deren Nachkommenschaft herbeiführen könnten, blieb einer späteren Zukunft vorbehalten. Knight setzte auch in den folgenden Jahren seine Kreuzungs- und Bastardierungs-Versuche fort, auf die wir im folgenden Abschnitt noch einmal zurückkommen werden.

Kapitel II.

Die Zeit von Beginn des neunzehnten Jahrhunderts bis auf Darwin.

1. Allgemeiner Standpunkt der Botanik bei Beginn des Jahrhunderts.

Am Ende des achtzehnten Jahrhunderts fanden wir die Blütenbiologie auf einer verhältnismäfsig hohen Stufe der wissenschaftlichen Durcharbeitung. Die Sexualitätslehre erschien unzweifelhaft begründet, eine grofse Menge hybridologischer Thatsachen war durch Kölreuter bekannt geworden und eine scharfsinnige, allgemeine Theorie der Blumenbestäubung von Sprengel aufgestellt; Knight endlich hatte mit seinem Prinzip der vermiedenen Selbstbestäubung den Mittelpunkt des ganzen Gebiets berührt. Auf dem von diesen Männern eingeschlagenen Wege weiter fortschreitend und die gewonnenen Erfahrungen miteinander verknüpfend wäre vielleicht die blütenbiologische Forschung in kürzester Zeit zu weittragenden Ergebnissen gelangt, die sie anderen botanischen Wissenszweigen ebenbürtig gemacht hätte.

In Wirklichkeit trat gerade das Gegenteil ein. Zunächst war der Hauptstrom der wissenschaftlichen Arbeit durch Linné und seine Nachfolger auf die systematische Botanik übergeleitet; es stand höher, eine Unsumme neuer Spezies mit Diagnosen zu versehen und das Pflanzensystem weiter auszubilden, als die Lebensverhältnisse der Gewächse durch Experimente oder in der freien Natur zu erforschen. Indessen erstarkte von bescheidenen Anfängen aus doch auch die physiologische und anatomische Forschungsrichtung in gewissem Grade, so dass bei Beginn des neunzehnten Jahrhunderts bereits ein ansehnlicher Bestand von physiologischen und anatomischen Thatsachen bekannt war. Auch die blütenlosen Gewächse wurden seit Schmidel (Dissertationes botanici argumenti revisae et recusae. Erlangen 1783) und

J. Hedwig (Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum. Petersburg 1784), welche die Geschlechtsorgane der Moose entdeckt hatten, allmählich in weiterem Umfange in den Kreis der Beobachtungen gezogen. Man kann somit nicht etwa einen allgemeinen Niedergang der botanischen Studien bei Beginn des neunzehnten Jahrhunderts für den Rückschritt verantwortlich machen, der in der Blütenbiologie thatsächlich zu jener Zeit eintrat. Auch die Vergessenheit, der angeblich die Schriften Kölreuter's und Sprengel's anheimgefallen sein sollen, ist kein stichhaltiger Grund jener auffallenden Erscheinung; denn diese Schriften werden von bekannten Autoren im Anfang des neunzehnten Jahrhunderts — beispielsweise von C. G. Nees von Esenbeck (Handbuch der Botanik. 1821. II, p. 328), Treviranus (Die Lehre vom Geschlecht der Pflanzen. 1822, p. 13 und m. a. O.), Link (Elem. Phil. Bot. 1824, p. 410 u. 412) u. a. — vielfach erwähnt und kritisch besprochen.*) Vielmehr wurde in der Blütenbiologie die bisherige bessere Erkenntnis mit einer schlechteren vertauscht, weil die von ihr aufgestellten Sätze sich nicht in die naturphilosophische Auffassung einfügen liefsen, die zu Anfang des Jahrhunderts besonders durch Schelling zu weitgreifender Geltung kam; selbst der feste Boden der Sexualitätslehre wurde wieder verlassen und dadurch der Fortschritt der wissenschaftlichen Arbeit auf unserem Gebiete für Jahrzehnte gelähmt. Die Naturphilosophie suchte „an allem, was auf Erden lebt, die Form zwiefacher Polarität nachzuweisen und dieselbe seiner Erkenntnis, als Idee, zu Grunde zu legen.“ Spekulation trat an die Stelle der vorsichtig beobachtenden und experimentierenden Erfahrung. Wunderliche Blüten romantischer Einbildungskraft, einige aus der damals neu begründeten Elektricitätslehre und Chemie entlehnte Schlagworte, geistreiche Bemerkungen

*) Auch H. A. Hagen (Nature XXIX, s. Bot. Jahrb. 1885, I, p. 731) hat darauf aufmerksam gemacht, dass Sprengel's Werk von Anfang bis Mitte des neunzehnten Jahrhunderts durchaus nicht vergessen war; als Belege führte er Burdach's Physiologie (1826), Burmeisters Handbuch der Entomologie (1832), Pierer's Universal-Lexikon (Ausgabe von 1836) und von englischen Werken Kirby und Spence, Introduction to Entomology (in allen 7 Auflagen von 1815—1867) an; auch seien in der genannten Zeit die Lehren Sprengel's an preufsischen Universitäten vielfach vorgetragen worden. Letzteres ist bezüglich der vierziger Jahre jedoch für Berlin und Greifswald nach Fr. Müller (s. Bot. Jahrb. X a. a. O.), sowie für Halle nach H. Müller nicht zutreffend.

über die Metamorphose der Pflanze, die durch die bekannte Schrift Goethe's ein Modethema geworden war, endlich der mystisch klingende Jargon der philosophischen Kunstsprache, — das waren die Ingredienzien, mit denen von der naturphilosophischen Schule die bisher so nüchtern aufgefasste, allgemeine Botanik herausgeputzt wurde. Einer ihrer Vertreter, der schon genannte Nees von Esenbeck definiert z. B. das Wesen der Pflanze wie folgt: „Das Produkt der zurückstrebenden Subjektivität, der aufgehobenen Gleichung des — in dem — + | —, (d. h. der Erdachse und ihrer Negation) ist Pflanze; die Pflanze verhält sich zum Pilz (d. h. dem Produkt der objektiven Polarität der Erde) wie Licht zur Schwere. Sie bringt die erste Bewegung in den Tod, und man sagt nicht umsonst, dass sie ein Bild der erwachenden Natur sei" (Handbuch der Bot. I, p. 15). Von der Blüte heifst es: „Die Pflanze wächst fort, indem sie aus der Blüte ideale Wurzeln treibt. Die Wurzeln in der Blüte sind Entfaltungen des Innern der Pflanze, welches sich zu dem Äufseren wie Wurzel zu Blatt verhält. Wir nennen das System der idealen Wurzeln der Blume Geschlechtsteile (Staubfäden und Pistill), das endliche Produkt aber, wodurch das ideale, noch immer der Sonne zugekehrte Wurzeln aus der Blüte durch zeitweilige Sonderung (Aussaat) in ein wirkliches irdisches Wurzeln zurückläuft, nennen wir Same" (a. a. O., p. 38). Die Bildung eines neuen Pflanzenkeimes wurde von diesem Standpunkt aus als ein „rein aphroditischer Schöpfungsakt" (a. a. O. II, p. 336) betrachtet, in dem alles, „was an der Pflanze war und wurde, auf einen Punkt absoluter Gegenwart konzentriert, Mutter einer neuen Zukunft wird." Oder in anderer Fassung: „Die Befruchtung der Pflanze besteht in der Anregung zur Bildung eines Spiralgefäfses, und wir können diesen Akt vegetabilische Zeugung nennen. Wo also kein Gefäfs ist, da ist auch keine Zeugung oder Befruchtung, sondern nur der Schein derselben" (a. a. O., II, p. 332, 333).

2. Die Sexualität und die Bastarderzeugung.

Am entschiedensten wurde die Geschlechtlichkeit der Pflanzen durch Schelver (Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze. Heidelberg 1812; Fortsetz. 1814) bestritten, der unter Berufung auf einige unvollkommene Experimente Spallanzani's u. a. den Satz aufstellte: „Ein Wesen, das nur wächst und sein Leben

in successiven, nicht auf sich zurückkehrenden Bildungen fortsetzt, kann nicht zeugen in dem Sinne, wie das Tier zeugt, wo in einem Lebensakte das Ganze ist oder doch sein kann.“ Die thatsächlichen Beweise dafür zu liefern, unternahm A. Henschel in einem umfangreichen Buche (Von der Sexualität der Pflanzen. Breslau 1820), in dem eine Unsumme ausländischer, auch dem Verfasser ungenügend bekannter Blumen zu Beispielen herangezogen wird. Die meisten Angaben sind so fehlerhaft, dass es nicht lohnt, auf den Inhalt des Buches näher einzugehen; von historischer Bedeutung ist für uns nur das, was der Verfasser gegen Sprengel und Kölreuter vorbringt. Die Beobachtungen des ersteren nimmt er der Reihe nach durch, erkennt z. B. die Dichogamie als thatsächlich an (p. 41), wirft sie dann aber (p. 94, 95) willkürlich mit der Heterostylie zusammen, leugnet mit Sprengel in zahlreichen Fällen die Möglichkeit der Selbstbestäubung, bestreitet aber ebensowohl die regelmäfsige Mitwirkung des Windes als die der Insekten bei der Fremdbestäubung (oder „Hilfsbestäubung“). Wie Henschel mit Sprengel's Angaben umspringt, erhellt z. B. aus folgender Stelle (p. 232, 233): „Ebenso märchenhaft — wie bei den Orchideen — klingt die Erzählung, die uns Herr Konr. Sprengel von der Art mitteilt, wie die Pollinarfunktion bei den Asclepiadeen durch die Insekten vermittelt wird, im Vertrauen, dass hier das Stigma die Oberfläche des corpus truncatum sei. Dass die Antheren auf das Dach des Stylostegiums gelangen, erfordert ihm zufolge das Zusammentreffen folgender glücklicher Umstände: 1. Die Blume muss von Fliegen, Wespen, Hummeln besucht werden. 2. Ein Insekt dieser Art muss in der Blume umherkriechen und unglücklicherweise endlich in eine der sehr verborgenen Spalten, die sich immer je zwischen zwei Pollentaschen befinden, mit dem Fufse hineingeraten. 3. Das Tier darf nun nicht ohne weiteres den Fufs wieder herausziehen, welches sehr leicht scheint, wenn man den Durchmesser der Spalte mit dem eines Fliegenfufses vergleicht, sondern es muss auf die wunderlichste und immer möglichst ungeschickte Weise mit dem Beine sich in jenem Zwischenraum verfangen haben, so dass es nicht im stande ist, es wieder frei zu machen. 4. Festgehalten in der verfänglichen Spalte muss es nun ungestüme Bewegungen machen und unter andern auch auf das schwarze Knöpfchen stofsen, an welches die Antheren befestigt sind, und welches nach Sprengel wie ein Fangeisen (?) gestaltet sein soll. 5. Das Insekt

muss dieses Knöpfchen mit dem Fufse niederdrücken (welch eine für einen eingeklemmten Insektenfufs umgeheure Kraft gehört dazu!) und dadurch die daran aufgehängten (?) Antheren aus ihren Fächern ziehen: oder es muss dies Knöpfchen samt den Antheren abreifsen. 6. Nun müssen die Antheren an dem Fufse des Insektes hängen bleiben (wie das geschieht, d. h. immer geschieht, nachdem die Antheren herausgezogen, das Köpfchen abgerissen, begreifen wir nicht). 7. Das Tier muss die an seinem Fufse haftenden Antherenkörper nicht abzustreifen verstehen (Warum nicht?), sondern sie überall mit sich nachschleppen. 8. Nun darf das Insekt, (von dem zu vermuten ist, dass es nach so viel erlittenen Ängsten, mit halb verrenkten Beinen, nichts angelegentlicheres zu thun haben werde, als fortzufliegen) entweder gar nicht wegfliegen, und nun erst recht lustig von neuem in der Blume herumzuspazieren anfangen, oder es muss, nachdem es weggeflogen, nicht etwa andere Gegenstände betreten, die ihm die anhaftenden Pollenkolben rauben können, nicht etwa andere Blumen besuchen, denen diese nichts nützen können, sondern es muss zu einer Asclepiasblume zurückkehren. 9. Die Antheren, die es mit sich fortschleppt, müssen zu dieser Zeit gerade Saft ausschwitzen (ein besonders glückliches Zusammentreffen, da doch nur so selten die Pollenkolben saftig gefunden werden) und 10. mit den saftausschwitzenden Antheren muss es zunächst auf das corpus truncatum steigen. 11. Hier muss es verweilen, oder wenn es seiner Pflicht sich besonders gut entledigt, hier anfangen, den Pollenkolben loszumachen, und ihn auf der Oberfläche des corpus truncatum liegen lassen. Dann erst hat das Insekt seine Schuldigkeit gethan, das allgemeine Naturgebot erfüllt und die Befruchtung geschieht — (noch sind wir nicht am Ziel), wenn nicht 12. etwa ein voreiliger Freund des Bestäubungsgeschäftes, der Wind nämlich, blofs aus guter Absicht und in der besten Meinung zu befördern, den Pollenkolben vom Stylostegium augenblicklich wieder wegführt, und wenn 13. der Ort, wohin der Pollenkolben nun per varios casus et tot discrimina rerum gelangte, wirklich die Narbe ist", was Henschel im Vorhergehenden widerlegt hatte. Sprengel's Beobachtungen wurden also einfach ins Lächerliche gezogen und wegen einzelner Punkte, bei denen er sich thatsächlich irrte, als willkürliche Erfindungen ohne nähere Prüfung des Sachverhalts verworfen.

Nicht viel besser ergeht es dem verdienstvollen Kölreuter bei

Henschel; dieser bestritt, dass die erzogenen Bastarde wirklich Merkmale der beiden Stammformen besessen hätten, und erklärte sie vielmehr für „Entartung, Variabilisierung und Missgeburten" (p. 456). Auch die von Kölreuter zuerst durchgeführte Verwandlung von *Nicotiana rustica* in *N. paniculata* wurde als nicht glaubhaft hingestellt. Da Henschel die Sexualität überhaupt verneinte, so leugnete er naturgemäfs auch die Notwendigkeit der Bestäubung und Befruchtung. Die Natur strebt nach ihm sogar nach Verhinderung der Bestäubung (p. 255). Im Momente der Verstäubung „fällt der Pollen als das auseinandergerissene Fleisch der Blume wie ein ansteckendes, Gährung und Fäulnis erregendes Gift von den Antheren" (p. 548). „In der Samenbildung verwandelt sich das nämliche Äufsere in sein eigenes Innere, in der Reife des Fruchtknotens das nämliche Innere in sein selbständiges Äufsere" (p. 557). Damit war die Sache glücklich wieder auf die Wunderwirkungen der Polarität zurückgeführt.

Man sollte kaum glauben, dass ein derartiger, aus philosophischer Marotte entspringender Angriff auf die Sexualitätslehre der Pflanze bei den Zeitgenossen irgend welchen Eindruck gemacht haben könnte. Trotzdem war dies der Fall, und L. C. Treviranus, ein sonst besonnener und ruhiger Beobachter, trat mit einer Gegenschrift (Die Lehre vom Geschlechte der Pflanzen in Bezug auf die neuesten Angriffe erwogen, Bremen 1822) hervor, in der er seinem Gegner ohne weiteres eine gröfsere Anzahl von Punkten zugab. Allerdings berichtigte er auch manche Irrtümer des letzteren, stellt sich aber in der Hauptsache, nämlich der Frage, ob den Insekten eine notwendige Rolle bei der Bestäubung der Pflanzen zukomme, mehr auf die Seite Henschel's als die Sprengel's. Über letzteren urteilt er, wie folgt (p. 46): „Niemand wird dem Fleifs und der Ausdauer im Beobachten dieses für seinen Gegenstand wahrhaft begeisterten Mannes die gröfste Hochachtung versagen; allein die Schlüsse, welche er daraus gezogen, möchten wohl wenige zu unterschreiben geneigt sein. In Umständen, welcher jeder Unbefangene zufällig nennen würde, sieht er überall Absicht, Bestimmung und Notwendigkeit, und aus seinen immer höchst schätzbaren Beobachtungen an den Gewächsen zieht er zu rasche Schlüsse auf das Allgemeine, indem er mancherlei andere Thatsachen mit seinen Wahrnehmungen in Einklang setzt, es mag auch gehen, wie es wolle." Treviranus sucht in der Regel die Bestäubungseinrichtungen auf Selbstbestäubung zurück-

zuführen; nur in besonderen Fällen, wie z. B. bei manchen Orchideen (p. 66), hält er die Beihilfe der Insekten wenigstens für wahrscheinlich. Bei *Asclepias*, deren Blütenbau nach Henschel sich durch die Absicht der Natur erklären soll, die Bestäubung zu verhindern, nimmt Treviranus (p. 87) an, dass „die Anhängsel des Stylostegium die Organe seien, mittels deren die befruchtende Antherenflüssigkeit den Spitzen der Griffel zugeführt wird.“ Die von Henschel gegen Kölreuter's Bastardierungsergebnisse vorgebrachten Einwände versucht Treviranus nicht etwa durch neue Experimente, sondern nur durch den etwas lahmen Hinweis (p. 129) auf die grofse Geschicklichkeit und Wahrheitsliebe Kölreuter's zu entkräften.

Auf diese Gegenschrift antwortete Henschel, ohne seinen Gegner zu nennen, durch eine Zusammenstellung von Bestäubungsversuchen, die er in den Jahren 1821—1826 zu Breslau an zahlreichen Pflanzen und unter mannigfach variierten Umständen angestellt haben will (Nachricht von einigen die Bestäubung der Pflanzen betreffenden Versuchen, Breslau 1828.). Er gab u. a. an, dass er nicht nur in zahlreichen Fällen reife keimfähige Samen bei gehinderter Bestäubung entstehen sah, sondern dass ihm auch die Bestäubung zwischen Pflanzen heterogenster Verwandtschaftskreise, z. B. zwischen *Tropaeolum majus* und *Salvia Sclarea*, *Cucubalus* und *Nymphaea*, *Spinacia oleracea* und *Pinus Strobus* u. a. gelungen sei. Desgleichen lässt sich nach ihm die Bestäubung auch erfolgreich durch Bittererde, Kohle, ätherische und narkotische Substanzen, Bärlappmehl u. dergl. an Stelle des Pollens vornehmen. Dass bei allen diesen Versuchen die aus den produzierten Samen erzielten Exemplare mit der bestäubten Mutterpflanze übereinstimmten und daher keineswegs Produkte der Bastardierung oder der Belegung der Narbe mit einer fremdartigen Substanz waren, verschweigt Henschel wohlweislich. Einen unverschämteren Täuschungsversuch, der doch nur Uneingeweihte blenden konnte, hat die Geschichte der Botanik kaum wieder zu verzeichnen gehabt. Oder sollte Henschel wirklich der Meinung gewesen sein, durch seine Experimente Bastardbildungen hervorgerufen zu haben? Ganz unmöglich ist die Sache nicht, wenn man z. B. damit vergleicht, was C. F. Gärtner, ein Gegner Henschel's, von sich selbst erzählt (Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung, p. 128): er habe nämlich im Jahre 1825 eine Reihe von Bestäubungen zwischen Pflanzen verschiedener Gattungen,

z. B. von *Datura laevis* mit *Nicotiana macrophylla*, *Lychnis flos cuculi* mit *Silene nutans*, von *Papaver Rhoeas* mit *Chelidonium majus* u. a. vorgenommen, „ohne die Keimung der erzielten Samen abzuwarten und die erhaltenen Früchte und Samen in gutem Glauben als wirkliche Erzeugnisse der Bastardierung angesehen.“ Man sieht aus diesem Citat, wie sehr in jener Zeit die Vorstellungen der Botaniker unter dem Einfluss der naturphilosophischen Schule bereits gelitten hatten!

Die mit der Sexualitätslehre eng verknüpften Fragen der Hybridisation standen im ersten Drittel des neunzehnten Jahrhunderts noch geraume Zeit im Vordergrunde des Interesses. In England, das zu seinem Glück von der naturphilosophischen Geistesepidemie verschont blieb, wurden die von Knight (s. oben) begonnenen Kreuzungsversuche durch R. J. Gowen, Lord Carnarvon, Th. Milne, R. Sweet und W. Herbert (s. Focke, Pflanzenmischlinge, p. 435) erfolgreich fortgesetzt. Letzterer hatte gefunden, dass Bastarde auch zwischen ganz verschiedenen Arten nicht selten fruchtbar sind, während Knight dies verneinte, und vielmehr in der Fruchtbarkeit von Hybriden ein Kriterium für die nahe Verwandtschaft ihrer Stammformen erblickte. Darüber entspann sich in der Londoner Gartenbau-Gesellschaft ein lebhafter Meinungsaustausch, der im Grunde auf die Frage hinauslief, ob eine feste Grenze zwischen Art und Varietät vorhanden sei (s. Focke a. a. O., p. 436).

Auch wissenschaftliche Akademien begannen sich für die Fragen der Bastarderzeugung im Pflanzenreiche zu interessieren und stellten hierauf bezügliche Aufgaben. Einen von der Akademie zu Berlin ausgesetzten Preis erhielt — wenigstens teilweise — 1826 A. F. Wiegmann, der seine Versuche in einer zwei Jahre später veröffentlichten Schrift (Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich, Braunschweig 1828) beschrieb. Er verwendete zunächst die Methode Kölreuters, indem er die Antheren der Versuchspflanzen abschnitt und ihre Narben mit dem fremden Pollen belegte; auf diese Weise erhielt er z. B. Bastarde verschiedener Arten von *Verbascum*, *Dianthus* (*D. arenarius* ♀ × *D. caesius* ♂) und *Nicotiana*, deren allgemeines Verhalten die Beschreibungen Kölreuters vollauf bestätigte. Ferner verband er Blütenexemplare nahe verwandter Kulturpflanzen, wie verschiedener Kohlvarietäten sowie von *Allium Porrum* und *A. Cepa*, Stangen- und Zwergbohne, *Pisum sativum* und *Vicia sativa* u. a. durch

Fäden miteinander, und überliefs sie bei Kultur in freiem Lande der Bestäubung durch Insekten; auch hierbei erhielt er eine Reihe von Kreuzungsprodukten mit bemerkenswerten, bisher noch nicht beschriebenen Eigenschaften. Endlich suchte er die Übertragung des Pollens durch den Wind nachzuahmen, und streute mittels eines Blasebalgs den Pollen von *Avena sativa* auf blühreife Exemplare von *A. orientalis*, deren Ähren ihrer Antheren möglichst beraubt waren; auch der umgekehrte Versuch mit Blütenstaub von *A. sativa* wurde ausgeführt. In beiden Fällen wurden Hybriden erzielt, deren Abkömmlinge durch Bestäubung mit dem Pollen der Vaterpflanze wieder auf die letztere zurückgeführt wurden. Diese von Wiegmann eine Reihe von Jahren hindurch fortgeführten Versuche bestätigten durchweg die von den Antisexualisten so verdächtigten Beobachtungen Sprengel's über die Mithilfe der Insekten und des Windes bei der Bestäubung. Über Sprengel selbst äufserte Wiegmann im Vorwort seiner Schrift (p. X) folgendes: „Seitdem ich den Sommer hindurch in meinem Garten wohne und bei Bestäubung meiner zahlreichen Pflanzen Gelegenheit habe, die dichogamen Pflanzen und solche, deren Geschlechtswerkzeuge nicht die zur mechanischen Befruchtung passende Stellung haben, sowie das Verhalten der Insekten bei Befruchtung derselben genau beobachten zu können, bin ich von der Richtigkeit der meisten Beobachtungen des so aufmerksamen und unermüdeten Konr. Sprengel so vollkommen überzeugt, dass ich einen Kommentar über dieselben schreiben könnte, ohne deshalb allen aus diesen genauen Beobachtungen gezogenen Schlüssen unbedingt beistimmen zu wollen.“ Das klingt immerhin anders, als die lahme Art, mit der Treviranus den Angriffen Henschel's entgegengetreten war. Wiegmann erhielt bei seinen Versuchen auch eine Reihe von Ergebnissen, die von denen Kölreuter's abwichen, so z. B. über die Fruchtbarkeit der Hybriden, über die bald den Merkmalen der Vaterpflanze, bald denen der Mutterpflanze näherstehenden Eigenschaften der Mischlinge, über den direkten Einfluss des fremden Pollens auf Samen und Frucht der bestäubten Mutterpflanze (s. Focke, Pflanzenmischlinge, p. 513) und ähnliche Punkte, die zwar für die spezielle Geschichte der Bastardkunde bedeutungsvoll sind, hier aber kein weiteres Interesse haben.

Auch die holländische Akademie zu Haarlem stellte 1830 eine auf die Bastarderzeugung bezügliche Preisfrage und wiederholte im Jahre 1836 dieselbe, deren Beantwortung durch C. F. Gärtner

1838 in holländischer Sprache erschien (Eene bijdrage tot de kennis van de bevruchting der gewassen, Haarlem.). Die anfangs nur mangelhaften Beobachtungen dieses Forschers wurden bereits oben (p. 63—64) erwähnt; mit unermüdlichem Fleifs setzte er sie mehrere Jahrzehnte hindurch in verbesserter Form fort und veröffentlichte die gewonnenen Ergebnisse vorzugsweise in der Flora (Jahrgang 1827—38). Ein seine ausserordentlich zahlreichen*) Bestäubungsversuche und Einzelbeobachtungen zusammenfassendes Werk (Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich) erschien erst 1849. Auch durch Gärtner's Bastardierungsergebnisse wurden die Angaben Kölreuter's in der Mehrzahl der Fälle bestätigt. Andrerseits hatte Gärtner über einige wichtige Punkte, wie z. B. über die Rolle der Insekten bei der Bestäubung der Dichogamen (vergl. Versuche u. Beob., p. 379) Vorstellungen, die weniger richtig waren als die seines berühmten Vorgängers. Zuverlässige Angaben besonders über fruchtbare Bastarde machte in der angegebenen Zeit auch der englische Dekan W. Herbert in dem Anhange zu seinem Werk über Amaryllidaceen (London 1837).

Eine weitere Förderung wurde der Hybridenkunde durch genauere Beobachtung der wildwachsenden Mischlingsformen zu teil. Den ersten derartigen Fall fand J. E. Smith (Flora britannica. Cur. Römer, 1804. Vol. I, p. 251) an *Verbascum pulverulentum* auf, von dem er eine bei Norwich häufig vorkommende Var. *β nigro-pulverulentum* beschrieb und angab, dass sie wahrscheinlich durch Pollen von *V. nigrum* hervorgerufen sei. Später folgten Beobachtungen von Villars (1809) über spontane *Gentiana*-Bastarde und von J. D. Hoppe (1810) über ein wildwachsendes, hybrides *Aconitum*, denen sich zahlreiche analoge, von anderen Forschern beschriebene Fälle anschlossen. (Vergl. Focke, Pflanzenmischlinge, p. 434 u. 439.) Schiede stellte dieselben in einem Verzeichnis (De plantis hybridis sponte natis, Kassel 1825) zusammen, das bereits 1832 durch A. P. de Candolle ansehnlich vermehrt werden konnte. Auch Sageret, Guillemin, Dumas u. a. förderten die Bastardkunde während der ersten Decennien des neunzehnten Jahrhunderts nach mehreren Richtungen (vergl. Focke a. a. O.).

*) Gärtner giebt selbst (Versuche und Beob., p. 109) die Zahl der von ihm zu Versuchen benutzten Pflanzenarten auf 700, die Zahl der vorgenommenen Bestäubungen auf 10000 und die Zahl der erzielten echten Bastarde auf 250 an.

Alle diese Arbeiten über Bastarderzeugung schritten nur hier und da über die Bahnen hinaus, die bereits Kölreuter ein halbes Jahrhundert früher eingeschlagen hatte! Sie befestigten jedoch die Überzeugung der damaligen Botaniker von der Sexualität der Pflanzen aufs neue, nachdem diese Lehre durch den Einfluss der naturphilosophischen Schule besonders in Deutschland zum Schwanken gebracht worden war.

3. Bau der Sexualorgane und die Befruchtung.

Eine weitere Reaktion gegen die spekulative Richtung der Botanik erfolgte von pflanzenanatomischem Gebiet aus. Die Vorstellungen des vorangehenden Jahrhunderts über den eigentlichen Befruchtungsgang waren noch sehr unbestimmt. So hatte u. a. Kölreuter (s. oben p. 22) die Idee, dass zur Erzeugung der Pflanzen zwei gleichförmige, flüssige Materien erforderlich und vom Schöpfer zur Vereinigung mit einander genau bestimmt seien. Jedoch waren damals bereits einige Anfänge mikroskopischer Untersuchungen über die Fovilla der Pollenkörner, den anatomischen Bau der Samenknospe und die erste Anlage des Pflanzenembryo gemacht worden, deren historische Aufeinanderfolge hier unberücksichtigt bleiben kann. Im ersten Drittel des neunzehnten Jahrhunderts führte nun die allmählich verbesserte mikroskopische Technik zu Entdeckungen, die auch über das Wesen des pflanzlichen Befruchtungsvorgangs neues Licht verbreiteten. Hierher gehört zunächst die Auffindung des Pollenschlauchs durch B. G. Amici (Osservazioni microscopiche sopra varie piante in Atti d. Soc. Ital., resid. in Modena T. XIX, 1823), der denselben später (1830) von der Narbe bis zur Fruchtknotenhöhle verfolgte und dort einer Samenknospe sich anlegen sah. Ferner sind die Untersuchungen zu nennen, die durch Ch. F. Mirbel (Recherches sur l'ovule végétale 1828—1830), A. Brongniart (Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. d. Scienc. nat. 1. Sér. T. XII. 1827), R. Brown (Character and Description of Kingia with Observations on the Structure of its unimpregnated Ovulum. Voyage of Discovery by P. P. King. II. Append. 1824), L. C. Treviranus (Von der Entwickelung des Embryo und seiner Umhüllungen im Pflanzenei. Berlin 1815. — De ovo vegetabili ejusque mutationibus observationes recentiores. Vratislaviae 1823) und andere Forscher über den Bau und die Entwickelung der

Samenanlagen angestellt wurden. Noch im Jahre 1815 beschrieb z. B. Treviranus (a. a. O., p. 68) das „Pflanzenei“ folgendermafsen: „In demselben erblicken wir gleich nach der Befruchtung ein farbloses, halbdurchsichtiges Bläschen, welches genauer betrachtet aus zwei einander einschliefsenden Häuten mit einer Höhle im Mittelpunkte zusammengesetzt ist. Jene Häute dehnen sich aus; die zellige Substanz, aus der sie bestehen, erweitert sich und erfüllt sich mit Lebenssäften, wodurch ihnen eine grünliche Farbe mitgeteilt wird. Zugleich vergröfsert sich die Höhle des Eis und aus dem Grunde derselben erhebt sich, unter der Form eines runden oder länglichen Bläschens, das zellige Perispermium. Anfangs häutig, dann fleischig oder gallertartig, erfüllt es sich in der Folge mit körniger Substanz, ohne doch immer eine feste Beschaffenheit anzunehmen. In seiner mit einem Wasser erfüllten Höhle zeigt sich früher oder später der Embryo, und zwar zuerst als ein rundes Kügelchen, das aber schnell wächst und seine Bildung vollendet, wobei das Perispermium entweder zu einer festen Masse erstarrt oder als ein dünnes Häutchen übrig bleibt oder auch mit den Häuten des Eis verwächst und dann keinen abgesonderten Körper mehr darstellt. Letztere verlieren bei diesem Wachstum des Embryo ebenfalls ihre Saftfülle und verdienen nun erst eigentlich den Namen blofser Häute.“ Der Hauptsache nach hatte bereits Malpighi (s. oben p. 13) ähnliche Vorstellungen vom Bau des Pflanzeneis gehabt, und die äufsere Hülle desselben als Secundinae externae, die zunächst nach innen folgende als Chorion und den davon eingeschlossenen, zelligen Körper als Amnion bezeichnet, in welchem sich eine von Wasser erfüllte Höhle (der Sacculus colliquamenti) ausbildet. Auf mühsame Weise wurde durch die oben genannten Forscher schliefslich festgestellt, dass die unbefruchtete Samenanlage in der Regel zwei äufsere Zellhüllen besitzt, die einem inneren Zellkörper (Nucleus oder Knospenkern) umschliefsen und über der Spitze desselben einen engen Kanal (die Mikropyle Turpin's und Brongniarts) freilassen. Aus dem Stiel der Samenanlage (funiculus umbilicalis) tritt in dieselbe ein Gefäfsbündelstrang ein, der am Knospengrunde als Chalaza (nach Brongniart) endet. Im Innern des Nucleus tritt der Embryosack als ein Hohlraum auf, in welchem der an einem Faden (nach Treviranus) aufgehängte, meist kugelförmige Embryo sich in der Weise entwickelt, dass sein der Spitze des Nucleus zugekehrtes Ende die Wurzel ausbildet. Das Samen-

eiweifs entsteht entweder innerhalb des Nucleus oder innerhalb des Embryosacks und wird im ersten Fall als Perisperm, im zweiten als Endosperm (nach Brown) bezeichnet.

Über den näheren Modus der Embryobildung gingen die Ansichten der Forscher bald nach zwei Seiten auseinander. Die eine Gruppe von Beobachtern, an ihrer Spitze Horkel (Historische Darstellung von der Lehre von den Pollenschläuchen. Monatsber. der Berlin. Akad. 1836) und Schleiden (Acta Acad. Leop. Carol. T. XIX. 1839), verfocht ein Theorem, das einige Ähnlichkeit mit den alten Anschauungen Leeuwenhoek's von der Entstehung des Embryo aus den Samenfäden hatte; die Pollenschlauchspitze solle nämlich in den Embryosack unter Einstülpung desselben eindringen und sich direkt in den Embryo umbilden. Dieser Ansicht schlossen sich mehrere Forscher wie Meyen (Über den Befruchtungsakt und die Polyembryonie. Berlin 1840), Griffith (Sur le développement des ovules du Santalum. Ann. d. Scienc. Nat. 2. Sér. T. XI.), Gólésnow (Über die Bildung des Embryo und die Sexualität der Pflanzen. Botan. Zeit. 1843, p. 841) u. a. an. Nach dieser Anschauung wäre der Pollenschlauch, weil er den Embryo produziert, als weibliche Geschlechtszelle zu deuten und damit das Sexualitätsverhältnis der Pflanzen gerade umgekehrt wie sonst aufzufassen. Auch ein „aphroditischer Schöpfungsakt“ im Sinne der Naturphilosophie wäre denkbar.

Auf der anderen Seite stand Amici, der auf einer Versammlung italienischer Naturforscher zu Padua schon 1842 (vergl. Flora 1844, p. 359—361, 1845, p. 193—198) an Präparaten von *Cucurbita Pepo* demonstriert hatte, dass vor der Befruchtung im Embryosack eine Zelle (das Keimbläschen) präexistiert, in die der Pollenschlauch niemals eindringt, sondern auf welche er den Befruchtungsstoff ergiefst; das Keimbläschen schreitet erst nach erfolgter Befruchtung zur Zellvermehrung und nimmt dabei die Gestalt eines eingeschnürten Sackes an, an dessen freiem Ende sich der eigentliche Embryo ausbildet. Ein Hauptgrund, der Amici veranlasste, der Ansicht Schleiden's entgegen zu treten, war der, dass der junge Embryo viel früher wahrnehmbar sei, als er die Gröfse des Querdurchmessers eines Pollenschlauches erlangt habe, und dass er folglich nicht aus letzterem direkt hervorgehen könne. Noch klarer wurden die Befruchtungsvorgänge durch Amici auf der Naturforscherversammlung zu Genua 1846 an einem besonders günstigen Objekte, nämlich den Samenanlagen von *Orchis*,

auseinandergesetzt (vergl. Flora 1847, p. 249—261). An denselben hatte bereits R. Brown (Transact. of the Linn. Soc. Vol. XVI. London. 1831, 1832.) Schleimstränge („mucous cords") in die Mikropyle eindringen sehen, war aber über den Ursprung dieser Stränge in Zweifel geblieben. Amici bewies zunächst die Identität derselben mit Pollenschläuchen und verfolgte aufserdem die genauere Entwickelungsgeschichte des Ovulums. Den jüngsten von ihm beobachteten, zur Zeit der Blütenöffnung bestehenden Zustand desselben vergleicht er nicht unpassend mit einer in ihrer Becherhülle befindlichen Eichel, die vom Nucleusgewebe gebildet wird, während die Eihüllen den Becher darstellen. Zur Zeit des Blütenwelkens beobachtete er an der Spitze des Embryosackes zunächst das Auftreten einer körnigen Flüssigkeit, die sich in das Keimbläschen umwandelt, ehe der Pollenschlauch die Fruchtknotenhöhle erreicht hat. Die in die Mikropyle eingedrungene Spitze des Schlauches berührt das Keimbläschen von aufsen und bleibt so lange mit demselben in Berührung, bis sie selbst zu Grunde geht. Das Keimbläschen erscheint nach Amici befruchtet, wenn „es in seinem oberen Teil, wo es vom Pollenschlauch berührt wird, mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt ist, und im unteren Teil, wohin der Pollenschlauch niemals gelangt, eine körnig erscheinende Flüssigkeit enthält." Aus letzterer Flüssigkeit soll sich nach der Befruchtung eine neue Zelle bilden, die sich weiter teilt und dadurch den Embryo aufbaut, während gleichzeitig der obere Teil des Keimbläschens durch Teilung einen „konfervenähnlichen Faden" (den Embryoträger) erzeugt. Eine direkte Umbildung der Pollenschlauchspitze zum Embryo erschien in diesem Falle ausgeschlossen.

Diese Beobachtungen Amici's wurden im wesentlichen durch H. v. Mohl (Bot. Zeit. 1847, p. 465) und Hofmeister (Bot. Zeit. 1847, p. 785) bestätigt; letzterem gelang es bei *Oenothera* wiederholt, den unverletzten Embryosack vom unverletzten Pollenschlauch abzulösen, so dass auch in diesem Fall die Theorie Schleiden's nicht stichhaltig erschien. Auch Tulasne, der früher der letzteren sich zugeneigt hatte, trat jetzt (Études d'embryogénie végétale. Ann. d. Scienc. Nat. 3. Sér. T. XII. 1849) nach Untersuchung der Befruchtungsvorgänge bei Rhinanthaceen, Kampanulaceen und Kruciferen auf die Seite Amici's, und Hofmeister führte in einer ausführlichen Untersuchung (Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, Leipzig 1849), die sich auf die Ovula von Orchideen, Liliaceen, Irideen, Gramineen, Monotropeen, Polygoneen, Kompo-

siten, Rosaceen u. a. erstreckte, den vollgiltigen Beweis von der Unhaltbarkeit der Schleiden'schen Ansicht. Ausserdem ergänzte und verbesserte er die Beobachtungen Amici's in wesentlichster Weise, indem er die Vorgänge der Zellbildung und Zellteilung nach dem damaligen Standpunkte der Zellenlehre auch bei der Entwickelung des Embryo genau zu verfolgen bemüht war; er entdeckte u. a. zuerst die am Grunde des Embryosackes vor der Befruchtung auftretenden Zellen (d. s. g. Gegenfüfsler). Trotz der Widerlegung durch Hofmeister fand die Theorie Schleiden's einen neuen Anhänger in Schacht, der für dieselbe in einer von der Akademie zu Amsterdam gekrönten Preisschrift (Entwickelungsgeschichte des Pflanzenembryo, 1850) eintrat und seine Meinung gegen Hofmeister hartnäckig verteidigte (Flora 1855. N. 10, 11). Der hierdurch hervorgerufene, sehr lebhaft geführte Streit (Flora a. a. O., N. 17), der an ein von Th. Deecke bei *Pedicularis silvatica* gewonnenes Präparat (Entwickelungsgeschichte des Embryo von Pedicularis. Abhandl. d. natur. Gesellsch. zu Halle. 1854, p. 185 ff.) anknüpfte, und an dem sich auch H. v. Mohl (Bot. Zeit. 1855. N. 22) beteiligte, kam schliefslich dadurch zum Abschluss, dass Radlkofer, ein Schüler Schleiden's, nach genauer Untersuchung der Embryobildung von *Euphrasia Odontites*, *Pedicularis silvatica*, *Lathraea Squamaria* u. a. die Angaben Hofmeister's vollauf bestätigte. Radlkofer fasste (Die Befruchtung der Phanerogamen. Ein Beitrag zur Entscheidung des darüber bestehendes Streites. Leipzig 1856) das Ergebnis der bisherigen Untersuchungen in den Satz (a. a. O., p. 31) zusammen: „Der Keim der Phanerogamen entsteht infolge der Veränderungen, welche eine im Embryosacke vorhandene Zelle — das Keimbläschen — durch den Einfluss des in sie übergetretenen Inhalts eines in ihre Nähe gelangten Pollenschlauches befähigt wird, einzugehen.“ Auch Schleiden gab jetzt (s. a. a. O., p. 32) nach Ansicht der Präparate Radlkofer's seine frühere Ansicht auf. Zuletzt überzeugte sich Schacht durch Untersuchung von *Gladiolus* (Über die Befruchtung von Gladiolus. Monatsb. d. Berl. Akad. 1856. — Neuere Untersuchungen über Gladiolus. Bot. Zeit. 1858, p. 20) von der Unrichtigkeit seiner ehemaligen Anschauungen; zugleich beschrieb er von den unbefruchteten Keimbläschen dieser Pflanze eigentümliche, streifige Gebilde, den s. g. Fadenapparat, dessen Funktion erst von der späteren Forschung aufgeklärt wurde.

Der Streit war somit beigelegt, und die Frage nach der

Entstehung des Pflanzenembryo zu Gunsten der Sexualitätslehre entschieden. Das schon vor der Befruchtung vorhandene Keimbläschen (die Eizelle nach gegenwärtigem Sprachgebrauch) hatte sich als die unzweifelhaft weibliche Geschlechtszelle herausgestellt, die durch den Inhalt des Pollenschlauches als der männlichen Zelle befruchtet werden muss, wenn die zur Bildung des Embryo führenden Teilungen eintreten sollen. Freilich waren noch zahlreiche weitere Spezialfragen zu lösen, ehe der Befruchtungsvorgang im gesamten Pflanzenreich als erforscht gelten konnte. Schon R. Brown (On the Plurality and Development of the Embryo in the Seeds of Coniferae. London 1844) hatte bei den Nadelhölzern, deren Samenanlagen er als nackt*) (d. h. nicht von einem Pistill eingeschlossen) erkannte, eigentümliche, im Embryosack vor der Befruchtung auftretende Zellgebilde, die sogenannten Korpuskula, entdeckt, aus denen später nach der Befruchtung die Embryonalanlagen hervorwachsen. Hofmeister zeigte nun in einem epochemachenden Werk (Vergleichende Untersuchungen über die höheren Kryptogamen und Koniferen, Leipzig 1851), dass diese Korpuskula der Nadelhölzer den weiblichen Geschlechtsorganen (Archegonien) der höheren Kryptogamen vollkommen entsprechen, und wies auch innerhalb letzterer eine bestimmte Zelle (das Keimbläschen oder die Eizelle) nach, durch deren Befruchtung bei ihnen wie bei den Blütenpflanzen der Embryo angelegt wird; der Unterschied, dass bei diesen Kryptogamen die Befruchtung nicht durch einen Pollenschlauch, sondern durch bewegliche Befruchtungskörper (Spermatozoiden) bewirkt wird, hat eine nur sekundäre Bedeutung. Die Nadelhölzer (und Cykadeen) erscheinen somit hinsichtlich ihrer Befruchtungsorgane als ein Bindeglied zwischen den übrigen Phanerogamen und den höheren Kryptogamen, die man bisher als durch eine tiefe Kluft von einander getrennt betrachtet hatte.

Auch der anatomische Bau der männlichen Blütenorgane, speziell der des Pollens und der Antheren, wurde in der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts einer gründlicheren Untersuchung unterworfen, zunächst durch Treviranus (1811), Curt Sprengel (1812), R. Brown, der 1820 an *Rafflesia* die wichtige Beobachtung machte, dass die Pollenkörner sich nicht frei in der Höhlung der Antheren,

*) Hierauf beruht die von Brongniart durchgeführte Einteilung der Blütenpflanzen in Gymnospermae (Nacktsamige) und Angiospermae (Bedecktsamige).

sondern innerhalbbesonderer Zellen entwickeln (Trans. of the Linn. Soc. T. XIII, p. 213), Guillemin (1825), der die Pollenarten nach ihrer Klebrigkeit unterschied, A. Brongniart (1826), Raspail (1828), Meyen (1828) und Purkinje (De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarium formis. Vratislav. 1830). Letzterer untersuchte die bereits von Meyen erwähnten „fibrösen Zellen“ der inneren Antherenwand (Endothecium) an zahlreichen Beispielen und erkannte in denselben den Sitz der elastischen Kraft, die im Verein mit dem „Absterben des Gewebe“ (marcescentia) längs der Öffnungsnaht und dem vergröfserten Ausdehnungsbestreben der heranreifenden Pollenkörner das Aufreifsen der Antherenwand längs der Linie des geringsten Widerstandes herbeiführt (a. a. O, p. 14); bezüglich des Baues und der Formen der Pollenzellen sind seine Beobachtungen weniger genau als die seiner Vorgänger. Wertvollere Angaben lieferten Fritsche (Beiträge zur Kenntnis des Pollens. Berlin 1831. — Über den Pollen. Petersburg 1833. — De plantarum polline. Berol. 1835.), der besonders den Falten und Löchern der Pollenkörner seine Aufmerksamkeit zuwandte, sowie zahlreiche bisher unbekannte Formen beschrieb, und Mohl (Über den Bau und die Formen des Pollens. Bern 1834), dessen Abhandlung über 1200 Pflanzenarten herbeizieht und eine systematische, nach der Zahl der umschliefsenden Häute, der Bildung von Falten, Stacheln, Poren u. s. w. gegliederte Übersicht der bis dahin bekannten Pollenformen enthält; auch berücksichtigte er besonders das Auftreten von Pollentetraden, sowie den Bau der Pollenkörper (Pollinarien) bei den Orchideen und Asclepiadeen. Letztere bildeten in genannter Zeit mehrfach den Gegenstand von Kontroversen, an denen sich u. a. Lindley (1830), Brongniart (1831), der auch das Auswachsen von Pollenschläuchen auf der Narbe von *Orchis* und *Epipactis* beobachtete, Ehrenberg (Über das Pollen der Asclepiadeen. Berlin 1831), Treviranus (Zeitschr. f. Physiologie, Bd. II, p. 239) und R. Brown (in der oben citierten Abhandl.) beteiligten. Die ersten brauchbaren Angaben über die Entwickelungsgeschichte der Pollenzelle, die der Sporenbildung analog verläuft, gingen von Nägeli (Zur Entwickelungsgeschichte des Pollen. Zürich 1842) und Hofmeister (Über die Entwickelung des Pollen. Bot. Zeit. 1848) aus. Die weitere Geschichte dieser Untersuchungen zu verfolgen, würde an dieser Stelle zu weit führen.

4. Biologie und Physiologie der Blüte.

Die in biologischer Hinsicht so wichtigen Blütennektarien bildeten mit der Zeit gleichfalls einen Mittelpunkt wiederholter Untersuchungen. Auf diesem Gebiete machten sich aufser einigen bereits genannten Forschern auch Soyer-Willemet (1826), Desvaux (1827), Schübler (1833) und Kurr (Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien. Stuttgart 1833) verdient. Letzterer gab in der angeführten Schrift eine für seine Zeit sehr vollständige, nach Familien geordnete Übersicht von der Verbreitung der Nektarien im Pflanzenreich und betonte u. a. den innigen Zusammenhang der Honigabsonderung mit dem Befruchtungsgeschäft (p. 136). Trotzdem polemisiert er gegen die Auffassung Sprengel's (s. oben), weil „es nicht wahrscheinlich sei, dass die Natur ein so wichtiges Geschäft, wie die Befruchtung der Pflanzen, ganz dem Zufall überlassen habe" (p. 138); auch führt er zu weiterer Widerlegung Sprengel's über die Bedeutung des Saftmals einige Honigblumen (*Aquilegia*, *Aconitum*, *Pulsatilla* u. a.) an, die desselben entbehren (p. 104). A. Brongniart entdeckte 1838 die in den Ovarialscheidewänden zahlreicher Monokotylen vorkommenden, eigentümlichen Nektardrüsen (Septaldrüsen) und beschrieb dieselben in einer erst später erschienenen Abhandlung (Mém. sur les glands nectarifères de l'ovaire. Ann. des scienc. nat. 4. Sér. T. 2.) Zuletzt unterwarf R. Caspary (De nectariis. Elberfeld 1848) die Honigdrüsen einer gründlichen morphologischen Untersuchung, unterschied florale und extraflorale Nektarien und stellte eine der heutigen Auffassung entsprechende Definition derselben auf (p. 51).

Zwischen 1825—1835 wurden auch über die Farbe der Blüten eine Reihe vorwiegend statistischer Zusammenstellungen von Schübler und seinen Schülern veröffentlicht (s. Hildebrand, Die Farben der Blüten, p. 3). Aus dieser an der Flora Deutschlands, Frankreichs, der Polarländer u. a. genauer durchgeführten Statistik ergab sich u. a. das blütenbiologisch bemerkenswerte Resultat, dass die Zahl der weifsblühenden Arten nach Norden zu bedeutend zunimmt, während umgekehrt die lebhafteren Farben nach Süden hin häufiger werden (a. a. O., p. 70). Auch die ersten genauen Aufzeichnungen über die Erscheinungszeit der Erstlingsblüten einer Pflanze mit Rücksicht auf die geographische Breite ihres Wohnortes gehören dieser Periode an.

Im Anschluss hieran mögen einige Untersuchungen erwähnt

werden, welche die physiologische Botanik in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts über die allgemeinen Lebensäufserungen der Blüte in Angriff nahm. Schon 1804 hatte Th. de Saussure in seinen Recherches chimiques sur la végétation (p. 125, 126 und 134) den wichtigen Gegensatz festgestellt, der zwischen den grünen, im Sonnenlicht die Kohlensäure der Atmosphäre zersetzenden Blättern und den farbigen, den Sauerstoff der Luft unter Kohlensäurebildung verbrauchenden Blütenteilen besteht. Später (1822) fand er dann, dass während der Aufblühzeit dieser Sauerstoffverbrauch bedeutend zunimmt (vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, p. 351) und während der Vollblüte unter Umständen das Doppelte der Menge beträgt, die von der Blütenknospe aufgenommen wird; den meisten Sauerstoff verzehren unter den verschiedenen Blütenorganen in der Regel die Staubgefäfse (z. B. bei *Tropaeolum*, *Arum maculatum* u. a.) Diese energische Atmung der Blüte bedingt auch eine gesteigerte Selbsterwärmung, deren Nachweis in besonders eklatanten Fällen ein beliebtes Thema für physiologische Arbeiten in den Jahren 1820—1840 bildete; zumal die Temperatursteigerung in dem Blütenkolben der Aroideen, die schon Lamarck (1777) bemerkt hatte, wurde von zahlreichen Beobachtern, wie Saussure (1822), C. H. Schultz (1832), Vrolik und de Vriese (1834), Brongniart (1834), Dutrochet (1840), Mulder (1840), Van Beek und Bergsma (1843) und mehreren anderen mit mehr oder weniger grofser Zuverlässigkeit gemessen. Im Allgemeinen ergaben die Beobachtungen ein periodisches An- und Absteigen der Temperatur — oder „Grade des Paroxysmus", wie man damals sagte; der Überschuss gegen die Lufttemperatur wurde auf 2—20° C. festgestellt. Hierbei zeigen sich die Antheren (resp. die männlichen Blüten) als der Hauptsitz der Wärmeentwickelung, während die weiblichen Blüten immer nur eine geringe Temperaturzunahme hervortreten lassen; mit letzterer verbindet sich eine deutliche Steigerung des Blütengeruches. Auch bei einigen anderen Blüten, wie z. B. bei *Cucurbita*, *Bignonia*, *Cereus grandiflorus* wurde Selbsterwärmung nachgewiesen, die ja eine allgemeine Eigenschaft lebhaft atmender, dicht angehäufter Pflanzenteile darstellt (vergl. Pfeffer a. a. O., II. p. 407—410.)

Auch die Bewegungen der Blütenorgane wurden zu obengenannter Zeit gern als Studienobjekt für physiologische Untersuchungen gewählt. Schon R. Brown hatte 1810 in seinem

Prodromus Florae Novae Hollandiae auf die Reizbarkeit des Labellums von *Leeuwenhoekia pusilla* und des Narbenindusiums von *Goodenia* aufmerksam gemacht. Später untersuchte Dutrochet (1824) die Bewegungen an der Blumenkrone von *Mirabilis*, *Convulvus* u. a., Göppert (Linnaea 1828) die Reizbewegungen der Staubgefäfse von *Berberis*, Lindley (Introduction to Botany 1839) die Bewegungsvorgänge in den Blüten von *Megaclinium*, *Pterostylis* u. a. Eingehendere anatomische Studien über bewegliche Blütenorgane führte Ch. Morren z. B. an der periodisch emporschnellenden Geschlechtssäule von *Stylidium graminifolium* (Recherch. sur le mouvement et l'anatomie du Stylidium graminifolium. Bruxelles 1838), sowie anderer Arten derselben Gattung, ferner an dem beweglichen Griffel von *Goldfussia anisophylla* (1839), den Staubgefäfsen von *Sparmannia africana* (1841) und dem Labellum von *Megaclinium falcatum* (1841) aus. Weder die physiologische Erklärung noch die biologische Deutung, die Morren diesen Erscheinungen gab, war eine glückliche. So glaubte er z. B. bei *Stylidium graminifolium* in den Stärkemehlkörnern gewisser Zellen den eigentlichen Sitz der Bewegung entdeckt zu haben. Auch in biologischer Hinsicht traf er nicht immer das Richtige. So wies er z. B. an *Sparmannia africana* (Recherch. sur le mouvement et l'anatomie des étamines du Sparmannia africana. Bruxelles 1841, p. 56) nach, dass die einzelne Blüte eine Pollenmenge erzeugt, die etwa 166 mal gröfser ist als solche von einer Narbe aufgenommen werden kann. Trotzdem liegt ihm hierbei jeder Gedanke an Fremdbestäubung fern, und er erklärt sich die auffallende Thatsache des enormen Pollenüberschusses durch ein auch sonst von ihm betontes „Luxusgesetz der Natur."

In den angeführten Arbeiten aus der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts spricht sich immerhin ein Fortschritt gegen die frühere, rein äufserliche Auffassung von der Blüte aus. Man erblickte in dieser nicht mehr ausschliefslich ein Merkmal von klassifikatorischer Bedeutung, sondern suchte auch in die Verhältnisse ihres inneren Baues einzudringen und sie im Zusammenhange mit den allgemeinen Lebensvorgängen der Pflanze zu betrachten. Die Blütenbiologie im engeren Sinne stand zunächst noch im Hintergrunde. Zwar berührten mehrere oben genannte Forscher nicht selten auch Fragen, die sich auf Bestäubung bezogen; so untersuchte z. B. R. Brown (a. a. O.) die Blüteneinrichtungen der Orchideen und Asclepiadeen, Ch. Morren (Sur la

fructification de la Vanille obtenue au moyen de la fécondation artificielle. Compt. rend. 1838. Vol. VI, p. 483—492) die künstliche Befruchtung der Vanille und die Rolle der Insekten bei Bestäubung der Asclepiasblüte (Horticulteur Belg. 1834), A. Brongniart (Sur les poils collecteurs des Campanules et sur la mode de fécondation de ces plantes. Ann. des Sc. Nat. Ser. 2, Vol. XII, 1839) die Sammelhaare am Griffel der Kampanulaceen und ihre Bedeutung für die Pollenübertragung u. a. m.*) Allein diese Arbeiten gingen nicht von allgemeineren Gesichtspunkten aus, wie sie Sprengel schon viel früher aufgestellt hatte. Eines der wenigen Werke aus der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts, das eine umfassende Untersuchung der Bestäubungs- und Befruchtungsvorgänge wenigstens anstrebte, rührt von C. F. Gärtner her, der bereits als einer der thätigsten Hybridologen in der Zeit nach 1820 erwähnt worden ist (s. oben p. 65, 66). Sein Buch (Versuche und Beobachtungen über die Befruchtung der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruch-

*) Auch J. P. Vaucher nahm in seinem pflanzenbiologischen Werke (Histoire physiologique des plantes d'Europe ou Exposition des phénomènes qu'elles présentent dans les diverses périodes de leur développement. Paris 1841 in 4 Bd.) vielfach auf Bestäubungseinrichtungen Rücksicht. Er unterschied (p. XXV der Einleitung) direkte und indirekte Bestäubung, je nachdem die Antheren ihre eigene Blüte oder eine andere mit Pollen versorgen, sowie innere und äufsere Bestäubung, je nachdem Antheren und Narbe sich unmittelbar berühren oder durch einen gröfseren Zwischenraum getrennt sind. Da Vaucher sich die sonderbare Vorstellung gebildet hatte, dass die Nektarflüssigkeit bei dem eigentlichen Befruchtungsakt eine wesentliche Rolle spiele (vergl. T. IV, Conclusion, p. 521), so sind seine Deutungen der Bestäubungseinrichtungen meist verfehlt, zumal er von der Thätigkeit der Insekten keine richtige Vorstellung gehabt zu haben scheint; jedoch bringt er manche Angaben über den Blütenbau sonst wenig beachteter Pflanzen, die nicht ohne Interesse sind. Das ebenfalls in den vierziger Jahren erschienene Werk von H. Lecoq (De la fécondation naturelle et artificielle des végétaux et de l'hybridation. Paris 1845) habe ich nicht gesehen. Fournier (a. a. O., p. 129) berichtet von der ersten Auflage, dass dieselbe lebhaft angegriffen wurde, weil ihr Autor die Existenz zahlreicher fruchtbarer Pflanzenbastarde behauptet habe; Lecoq stellte nach Fournier (p. 136) zwischen 1819 und 1820 auch Kulturversuche mit Hanf, Spinat, Mercurialis, Trinia vulgaris u. a. an, bei denen er die weiblichen Pflanzen isolierte und trotzdem von ihnen keimfähige Samen erhalten haben will. Sein umfangreiches Werk: Études sur la géographie botanique de l'Europe etc. (9 Bd. Paris 1854—1858) enthält ebenfalls blütenbiologische Angaben. Die populäre Schrift: La vie des fleurs (Paris 1861; auch übersetzt von Hallier. Leipzig 1862) ist wertlos.

tung durch den eigenen Pollen. Stuttgart 1844) bildet eine ausführliche Vorarbeit zu dem späteren Werke über Bastardbefruchtung und wurde in der Absicht geschrieben, „eine umständliche Prüfung der Lebensverhältnisse jedes einzelnen Blütenteils vorzunehmen, um ihre Natur und ihren Zusammenhang mit der Befruchtung durch künstliche Bestäubungen mit dem eigenen Pollen beurteilen zu können, und über den Beitrag jedes einzelnen Teils zu den Befruchtungserscheinungen, sowie über die sexuellen Kräfte in den Blumen vorläufige Aufklärung zu erhalten" (Vorrede p. V). In diesem Sinne behandelt der Autor nach kurzen Vorbemerkungen über die Blume der Reihe nach den Kelch, die Blumenkrone, die Nektarien, die einzelnen Teile des Staubgefäfses und des Pistills und sucht die Beziehung dieser Organe zur Befruchtung möglichst auf Grund besonderer Versuche festzustellen. Grofse Aufmerksamkeit verwendet er auf die „Wärmeentbindung in den Blumen" (Kap. VI), sowie auf die „Reizbarkeits- und Bewegungserscheinungen" derselben (Kap. VIII). Ausführlich werden auch die Bedingungen der natürlichen und künstlichen Befruchtung erörtert, also z. B. die Fragen, wieviel Pollenkörner zur vollständigen Befruchtung eines Ovariums notwendig sind, wann das Konceptionsvermögen der Narbe eintrete und von welcher Dauer es ist, an welchen Zeichen der volle „Vigor" einer Blume erkannt werden kann, welche Zeit zwischen der Narbenbelegung und dem ersten Sichtbarwerden des Embryo innerhalb der Samenanlagen verstreicht u. dergl. Zur Beantwortung jeder dieser Fragen werden längere Beobachtungsreihen unternommen und deren Ergebnisse in grofser Breite mitgeteilt. Einige weitere Abschnitte des Werkes behandeln die Abortion der Blüten, Früchte und Samen, sowie die Erzeugung keimfähiger Samen ohne Pollenbestäubung, wobei die von den Antisexualisten vorgebrachten Experimente und Schlussfolgerungen ausführlich widerlegt werden, ferner das Fruchtungsvermögen d. h. die Fähigkeit mancher Gewächse, ohne Bestäubung Früchte und Samen zu erzeugen, und die Afterbefruchtung, unter welcher eine heimliche Bestäubung mit eigenem Pollen verstanden wird. Zuletzt werden Versuche über die Belegung der Narbe mit fremdartigen Materien mitgeteilt. Schon aus dieser Inhaltsangabe erhellt, wie sehr Gärtner noch auf die Beobachtungen von Henschel (s. oben p. 63) und anderer Antisexualisten Rücksicht nimmt. Mit Widersprüchen gegen die Behauptungen seines Gegners hält er freilich nicht

zurück und erklärt die angeblichen Resultate desselben fast ohne Ausnahme für Wirkungen der Afterbefruchtung (vergl. a. a. O., p. 493). Andrerseits ist es für den Standpunkt Gärtner's bezeichnend, dass er Sprengel's Werk, welches er kennt und an drei Stellen (p. 65, 242 u. 339) citiert, ganz und gar nicht zu würdigen versteht. Selbst der von Sprengel zweifellos festgestellten Dichogamie legte Gärtner einen abweichenden Sinn unter und versteht unter derselben wesentlich nichts anderes als Diklinie, indem er z. B. (p. 121) von weiblichen Dichogamen spricht, „bei welchen normal gar keine Staubgefäfse vorhanden sind.“ Auch hält er eine von ihm (s. p. 16, 20 u. 69) beobachtete, abnorme Frühzeitigkeit des Griffels für wichtiger als die Dichogamie, indem er zwar jene abweichende Erscheinung durch Bestäubungsversuche prüft, allein die bei so zahlreichen Pflanzen normal ungleichzeitige Reife der Geschlechtsorgane einer experimentellen Untersuchung nicht für wert erachtet. Er scheint überhaupt die biologische Bedeutung der Dichogamie trotz der Vorarbeit Sprengel's nicht erkannt zu haben. Beiläufig giebt er (p. 366) ferner an, dass nach Erfahrungen von Landwirten und Gärtnern der Pollen von anderen Individuen einer Art besser und vollständiger befruchte als der aus der eigenen Blume entnommene; auch hatte er bei *Passiflora, Lobelia* und *Fuchsia* Selbststerilität dieser Pflanzen bei Bestäubung mit eigenem Pollen beobachtet. Allein trotzdem entging ihm die fundamentale Bedeutung dieser Beobachtungen. Er versteht unter Selbstbestäubung in der Regel nur die Belegung der Narbe mit Pollen aus irgend welchen Blüten derselben Spezies und unter Fremdbestäubung eine solche mit Blütenstaub einer anderen Art. Endlich blieb ihm die Rolle der Insekten bei der Bestäubung der Blumen unklar; er leugnet (p. 335) zwar eine gelegentliche Beihilfe jener z. B. an den Blumen der Labiaten, Scrophulariaceen, Kompositen und Irideen nicht, allein die biologische Notwendigkeit dieser Bestäubungsart bei dichogamen Saftblumen sieht er trotz Sprengel's Beweisen nicht ein. Alle die Deutungen, die letzterer z. B. von der farbigen Blumenkrone, den Haarbekleidungen derselben, ihrer Saftmalzeichnung u. s. w. gegeben hatte, übergeht Gärtner mit Stillschweigen, — wahrscheinlich, weil er die teleologischen Erklärungen des genannten Forschers nicht billigte und aufserdem nur das rein Thatsächliche durch Versuche und direkte Beobachtungen ermitteln wollte. Eine solche Ablehnung erscheint vom Standpunkt des rein

induktiv verfahrenden Forschers allerdings verständlich. Dass Gärtner und mit ihm die Mehrzahl seiner Zeitgenossen aber auch die von Sprengel entdeckte Thatsache der Dichogamie ihrer weittragenden biologischen Bedeutung nach nicht zu schätzen wussten, übte auf die Fortentwickelung der Blütenbiologie in den vierziger und fünfziger Jahren eine hemmende Wirkung aus. Statt da weiterzubauen, wo Sprengel aufgehört hatte, liefs man das Werk dieses Altmeisters der Blumenforschung wegen einiger teleologischer Sonderbarkeiten einer unverdienten Vergessenheit anheimfallen und brachte dadurch die Wissenschaft um den Ertrag des darin enthaltenen Beobachtungs- und Gedankenreichtums. Wie Kölreuter's Schrift musste ebenso das Buch Sprengel's geraume Zeit hindurch unbenutzt ruhen, bis eine neue Zeit auch den alten Schatz zu heben und zu deuten verstand.

Zwischen den Jahren 1840—1860 trat allmählich in der Botanik als Reaktion gegen die vorangehende naturphilosophische Strömung ein tiefgreifender Umschwung ein, der mit den bisherigen Traditionen gründlich aufräumte. Die induktive Methode wurde mehr und mehr als die allein zum Ziele führende Richtschnur für wissenschaftliche Untersuchungen anerkannt. Durch Schleiden, der in seinen „Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik" (Leipzig 1842, 1843) die bisherige „Heusammlerei" mit scharfem Spott geifselte und der Forschung neue, würdigere Ziele steckte, durch Nägeli auf dem Gebiete der Zellenlehre, durch Mohl für die Pflanzenanatomie, durch Hofmeister für die Embryologie und die vergleichende Morphologie, durch die genannten und mehrere andere Forscher wie Unger, Mettenius, Thuret (Befruchtung von *Fucus* 1853), Pringsheim (Befruchtung von *Vaucheria* 1855, von *Oedogonium*, *Saprolegnia*, *Coleochaete* 1856—1858), Cohn (*Sphaeroplea* 1855), Tulasne (*Claviceps* 1853), de Bary (*Conjugaten* 1860, *Peronosporeen* 1861) auf dem weiten Felde der Kryptogamen wurden in verhältnismäfsig kurzer Zeit Ergebnisse (vergl. Sachs a. a. O., p. 200—231) erlangt, welche die in Rede stehende Epoche als die an wichtigen botanischen Entdeckungen reichste des neunzehnten Jahrhunderts erscheinen lassen. Wenn später auch der Umfang der Thatsachen noch bedeutend vermehrt wurde, so sind die ersten leitenden Gesichtspunkte doch meist in den Arbeiten der genannten Männer zu finden.

5. Morphologie der Blüte.

Auch die Auffassung, welche die ältere Morphologie und Systematik von der Blüte der Pflanzen gehabt hatte, unterlag einer allmähligen Änderung. Schon P. de Candolle hatte 1813 in seinem „Traité élémentaire de la botanique" (vergl. Sachs a. a. O., p. 141) nicht nur die Stellungs- und Symmetrieverhältnisse der Blütenorgane, sondern auch ihre teilweise Verkümmerung und Verwachsung mehr als früher üblich in Betracht gezogen und mittels vergleichender Methode in seinen systematischen Monographien die Blüten zahlreicher Pflanzengattungen und Familien untersucht. Den Grundtypus des Blütenbaues innerhalb jedes einzelnen Verwandtschaftskreises aufzufinden wurde durch ihn mehr und mehr das Ziel einer rationellen, vergleichenden Systematik. Wie schon erwähnt, hatte ferner R. Brown die Gymnospermie der Nadelhölzer und Cykadeen festgestellt und damit auf Blütenformen hingewiesen, deren Typus von dem Bauplan der angiospermen Blüten wesentlicht abweicht und eher mit den Sporangienständen gewisser Gefäſskryptogamen zu vergleichen wäre. Allein diesen Gedanken verfolgte die Morphologie zunächst nicht, sondern knüpfte noch unter Einfluss der Naturphilosophie an die von Göthe auf intuitivem Wege erfasste Idee der Metamorphose an und gelangte so zu der Vorstellung, dass die verschiedenen, an ihrem Träger (der Blütenachse) häufig in Spiralstellung übereinander auftretenden Blütenglieder, wie überhaupt alle Blattorgane der Pflanze als Umwandlungen ein- und derselben idealen Grundform — des vegetativen Laubblatts — zu betrachten seien. Diese von K. F. Schimper 1830 begründete und von Alex. Braun näher ausgeführte Theorie hat auf die Gestaltung der wissenschaftlichen Morphologie, speziell auch auf die der Blütenorgane, einen derartigen Einfluss ausgeübt, dass eine Würdigung derselben hier, wo es sich um eine historische Darstellung der Grundanschauungen vom Wesen der Blüte handelt, nicht füglich fehlen darf.

In dem tiefsinnig angelegten Werk: „Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur", Leipzig 1851 verfolgt A. Braun den Grundgedanken, dass der stufenweise Fortschritt sowohl in der Entwickelung des einzelnen Pflanzenindividuums als in der „Wiederholung der Individuen durch die Fortpflanzung" unter dem gemeinsamen Gesichtspunkte eines Verjüngungsaktes aufgefasst werden kann, und dass die Sprossbildungen das Ver-

jüngungsmittel des Pflanzenstockes“, die Blattbildungen die „Verjüngungsglieder des einzelnen Sprosses“, endlich die Zellbildungen „den unmittelbaren Herd der Verjüngungserscheinungen“ darstellen. In dem ersten die Sprossbildung behandelnden Abschnitt des Buches wird zunächst die Lehre vom Spross als dem „wahren Pflanzenindividuum“ begründet und dann die Art und Weise der Verkettung und Aufeinanderfolge der Sprosse, sowie die verschiedenen Sprossformen (wesentliche, d. h. der Blütenbildung notwendig vorangehende und unwesentliche Sprosse, Bereicherungs-, Erhaltungs-, Erneuerungs- und Vermehrungssprosse u. a.) an zahlreichen Beispielen geschildert. Auch biologisch wertvolle Beobachtungen werden vielfach mitgeteilt. Ganz in moderner Auffassung heifst es z. B. über das Verhältnis der vegetativen und reproduktiven Vermehrung (p. 44): „Die Sprossbildung giebt der Pflanze die Mittel, sich an die verschiedenartigsten Verhältnisse anzuschmiegen, in Perioden anhaltender Kälte und Hitze, Nässe und Trockenheit, wie sie das Klima mit sich bringt, auszudauern und vor dem Untergang in allen Fällen vereitelter Samenbildung zu schützen. Bei den mannigfaltigen Umständen, welche die Befruchtung vereiteln können, bei der auch noch nach geschehener Befruchtung leicht möglichen Verhinderung der Samenbildung ist es, da das eigentliche Individuum der Pflanze (der einfache Spross) nur einmal blühen und Samen reifen kann, wichtig, dass der Pflanzenstock durch eine andere Art der Fortpflanzung, die Sprossbildung nämlich, die Fähigkeit hat, das Blühen und Reifen zu wiederholen, sei es in derselben Vegetationsperiode, wodurch z. B. in jedem vielblütigen Blütenstand, bei der successiven Aufblühfolge der Blüten, eine momentane Störung ihre Wirksamkeit auf das Ganze verliert, was besonders für einjährige Pflanzen von Wichtigkeit ist, oder sei es erst in einer nachfolgenden Vegetationsperiode. Der letztere Fall ist besonders für solche Pflanzen wichtig, welche infolge der Einrichtung ihrer Befruchtungsorgane nur selten keimfähige Samen tragen, wie dies bei den meisten Orchideen der Fall ist, sowie für solche, welche durch ihr Vorkommen oft lange Zeit zu blühen verhindert sind, wie dies bei manchen Wasserpflanzen bei anhaltend hohem Wasserstande der Fall ist. So erhält und vermehrt sich *Litorella lacustris*, welche unter Wasser niemals Blüten bringt, im Grunde der Schwarzwaldseen von Jahr zu Jahr durch seitliche Ausläufer und nur in den trockensten Jahren, wie sie kaum in Jahrzehnten wiederkehren, gelangt sie

durch den Rücktritt des Wassers zur Blüte. Ebenso erhalten sich viele Nemoralpflanzen, wie z. B. der Waldmeister, wenn der Schatten des Waldes zu dicht wird oder auch, wenn eine zu grofse Lichtung des Waldes ihr überirdisches Gedeihen stört, viele Jahre lang ohne zu blühen durch unterirdische Ausläufer, auf die Wiederkehr einer ihrem Gedeihen günstigeren Zeit von Generation zu Generation harrend. Die bekannte Erscheinung, dass im höheren Norden und auf den Alpen die einjährigen Pflanzen fast ganz verschwinden, verdient hier gleichfalls angeführt zu werden, indem sie zeigt, wie in dem Mafse, als die Samenreife durch die Kälte gefährdet wird, eine der Ausdauer durch die kalte Jahreszeit angemessene Sprossbildung aushelfend eintritt. Von besonderer Bedeutsamkeit endlich ist die Sprossbildung für die Bastardpflanzen, welche in der Regel nur durch natürlich oder künstlich abgelegte Sprosse erhalten und vermehrt werden können. Die häufige Erfahrung, dass Bastarde ein- oder zweijähriger Pflanzen, z. B. die Bastarde aus der Gattung *Verbascum* (und *Oenothera*) durch fortgesetzte Sprossbildung aus dem alten Stocke eine vieljährige Dauer bekommen, ist ein sprechender Beweis für das Eintreten der Sprossbildung in Fällen erschwerter oder unmöglicher Fortpflanzung durch Samen, indem in diesem Falle nicht blofs eine im früher bezeichneten Sinne unwesentliche, sondern eine ganz aufserordentliche, den Eltern des Bastards völlig fehlende Sprossbildung die längere Erhaltung der Bastardform bewerkstelligt."

Der Abschnitt über Blattbildung zeigt dann, wie der Spross eine Siebenzahl von Blattbildungsstufen entfaltet: den Nieder-, Laub- und Hochblättern nebst den vier Formationen der Blüte. Letztere werden in folgender Weise charakterisiert (p. 67—69):

1. „Die Formation der Kelchblätter. Sie bilden die erste eigene Hülle der Blüte, sind wieder massiger, derber, grüner als die Hochblätter, haben meist breitere Basis, keine oder nur geringe Spreitung, keine Stielbildung, keine oder nur schwache Teilung. Sie sind meist dauerhafter als die folgenden Formationen der Blüte, indem sie häufig die Blüte überdauern und oft an der Fruchtbildung teilnehmen.

2. Die Formation der Blumenblätter, auffallend charakterisiert durch Zartheit des Gewebes, Schönheit und Mannigfaltigkeit der Farben, mit Ausschluss jedoch der grünen. Sie sind in der Regel länger als die Kelchblätter, aber mit schmalerer Basis versehen, zeigen meist starke Spreitung, aber keine entschiedene

Stielbildung, oft strahlige oder gabelige, aber höchst selten fiederspaltige Teilung. Auf der Oberfläche des Blumenblattes kommen zuweilen spreitenverdoppelnde Auswüchse (Emergenzen) vor, wodurch sogenannte Nebenkronen (*Narcissus*, *Nerium*, *Lychnis*) oder längslaufende Flügelleisten (*Saponaria*, *Agrostemma* und *Hydrophyllum*) entstehen.

3. Die Formation der Staubblätter, die kleinsten und sonderbarsten Blätter der Blüte begreifend, charakterisiert durch entschiedene Stielbildung (Filament) aus schmalster Basis und beutelartige Anschwellung der Seitenhälften der wenig ausgedehnten Spreite (Anthere). Was bei den Blumenblättern nur selten vorkommt, die Überspreitung, ist hier fast allgemeine Regel, wodurch die Staubbeutelfächer jederseits verdoppelt werden. Sie zeichnen sich durch schnellste Ausbildung und die gröfste Hinfälligkeit nach der Entfaltung vor allen anderen Blütenteilen aus.

4. Die Formation der Fruchtblätter. Sie sind wieder gröfser, massiger, grüner als die vorausgehenden Teile, besonders ausgezeichnet aber durch bleibende, in Verwachsung übergehende Zusammenfaltung. Aus schmaler Basis entspringend, erweitert sich der untere Teil spreitenartig, durch Zusammenschliefsung der Ränder für sich oder mit den benachbarten Fruchtblättern die Fruchthöhle bildend, während der obere Teil sich meist stielartig zum Griffel zusammenzieht. Aus ihnen entspringen nach innen die Samensprösschen (Ovula), wodurch sie zum Gehäuse der Samen werden, mit diesen einen weit über die Lebenszeit der Blüte hinausreichenden Ausbildungsprozess (die Reifung) durchlaufend, dessen Vollendung manchmal selbst mehr als eine Jahresperiode erfordert (*Juniperus*, *Pinus*, Arten von *Quercus*.)"

„Dass alle Gebilde dieser Formationen wirklich Blätter sind — so fährt A. Braun fort — darüber kann bei denen, die sich mit vergleichender Morphologie unbefangen beschäftigt haben, kein Streit und keine Frage sein. Die Metamorphosenlehre hat von dieser Seite eine feste und unerschütterliche Basis. Das Gebäude aber, das auf dieser Grundlage errichtet werden soll, die Lehre von den Formationen, welche die getreue Darstellung der Lebensgeschichte der Pflanze, wie sie in der successiven Umgestaltung der gleichen Grundorgane dargelegt ist, geben soll, ist leider bis jetzt kaum als dunkle Ahnung vorhanden. Sie ist eine Aufgabe, die um so schwieriger erscheint, je mehr man ihrer Lösung sich zu nähern sucht, denn es genügt dazu nicht, nach äufserlicher

Gestaltvergleichung die Charaktere der Formationen zu zeichnen, was bei der im Pflanzenreich herrschenden Mannigfaltigkeit eine endlose Aufgabe ist; die wahre Charakteristik der Formationen muss vielmehr zugleich eine innere sein, sie muss das äufsere Produkt in seiner Beziehung zu den inneren, in den Konflikt mit der Aufsenwelt eintretenden Lebensrichtungen zu erfassen und uns dadurch die Entwickelungsgeschichte des Pflanzenlebens nach ihren inneren, durch alle äufseren Verwickelungen hindurchführenden Momenten darzustellen suchen. Dass die oben gegebene kurze Beschreibung der Blattformationen hierauf keine Ansprüche macht, bedarf keiner Erwähnung; sie sollte nur dazu dienen einige Eigenschaften hervorzuheben, welche geeignet sind, uns den regelmäfsigen Wechsel des Steigens und Fallens im Gange der Metamorphose, die successiven Aufschwünge derselben, die wir hier als Verjüngungserscheinungen betrachten wollen, bemerklich zu machen".

Diese Ausführungen lassen die ursprüngliche Wendung A. Brauns zur Pflanzenbiologie deutlich hervortreten — eine Richtung, die auch in Irmisch einen ausgezeichneten Vertreter fand. Allein später trat in der Morphologie doch die einseitige Betrachtungsweise der fertigen Zustände z. B. bei Wydler und ein zähes Festhalten an gewissen prinzipiellen Annahmen — so z. B. über die genetische Spirale der Blütenglieder bei deutlich simultaner und quirliger Entstehung derselben, die Unmöglichkeit terminaler Blätter u. dergl. — mehr und mehr in den Vordergrund. Es entstanden dadurch nicht selten Widersprüche mit den Ergebnissen der Entwickelungsgeschichte, die als der Morphologie feindlich betrachtet wurde, obgleich sie im Grunde doch das notwendige Korrelat derselben bildet. Trotz dieser Einseitigkeit errang die morphologische Schule etwa in der Mitte des Jahrhunderts durch die geistvollen Schriften ihrer Vertreter wenigstens in Deutschland eine zentrale Stellung. Sie übte besonders auf die systematische Forschung einen tiefgreifenden Einfluss aus, der in zahlreichen monographischen Arbeiten Ausdruck fand. In der That lieferte die Braun-Schimper'sche Morphologie der Systematik eine neue Methode, die mit der Sicherheit einer geometrischen Konstruktion die Homologien eines Organs durch allen Wechsel seiner äufseren Gestaltung hindurch zu verfolgen gestattete. Die erste Frucht dieser Methode war eine konsequente Betrachtungs-

weise und Nomenklatur der bisher so unklar aufgefassten Sprossverhältnisse und Blütenstände. Die Auffassung der Blüte als eines metamorphosierten Blattsprosses oder Sprossendes fand ferner exakten Ausdruck im Blütendiagramm, das die gegenseitigen Stellungsverhältnisse der Blütenglieder und ihre Orientierung zum Tragblatt mit stenographischer Kürze abspiegelt. Ein Vergleich solcher oft für ganze Pflanzenfamilien charakteristischen Diagramme erleichtert nicht nur den Überblick über die thatsächlich vorliegenden Fälle des Blütenbaues, sondern giebt auch Gesichtspunkte an die Hand, durch welche gewisse verwandtschaftliche Beziehungen mit einem Blick aufgefunden werden können. Es ist z. B. nicht schwer, aus dem Vergleich eines richtig entworfenen Blütengrundrisses von *Orchis* mit dem einer Liliacee das eine (vordere) Staubblatt, sowie die beiden seitlichen Staminodien jener Gattung als homolog mit gleichgestellten Gliedern des äufseren und inneren Staubblattkreises bei den Liliaceen zu erkennen und unter Annahme von Verkümmerung der übrigen Staubblätter bei *Orchis* den Blütenbau derselben auf den allgemeinen Bauplan der Monokotylenblüte zurückzuführen. Die Frage, ob thatsächlich die Blüte von *Orchis* aus einer typischen Liliaceenblüte hervorgegangen sei, — ein Problem, das untrennbar mit Vorstellungen über Konstanz oder Nichtkonstanz der Pflanzenarten zusammenhängt — wurde von der Schimper-Braun'schen Morphologie nicht beantwortet, da es ihr fern lag, die realen bei der Blütengestaltung wirksamen Faktoren zu ermitteln. Diese Fragen wurden erst später von der physiologischen und blütenbiologischen Forschung aufgenommen.

Die Morphologie fand einen Stützpunkt besonderer Art in den Missbildungen, denen die Pflanzenorgane unter Umständen schon in ihren Anfangszuständen in Folge der Einwirkung abnormer Einflüsse ausgesetzt sind, und die schon Göthe teilweise als Fälle „rückschreitender Metamorphose“ zu deuten versucht hatte. Gröfsere Aufmerksamkeit wandte ihnen im neunzehnten Jahrhundert zuerst P. de Candolle zu, der u. a. einen Anhang zu der Schrift Göthe's veröffentlichte. Das erste umfassende Werk über das interessante Gebiet gab Moquin-Tandon (Éléments de tératologie végétale. Paris 1841) heraus, dem sehr zahlreiche Schriften und Abhandlungen mit Einzelbeschreibungen teratologischer, vom Standpunkt der Metamorphosenlehre gedeuteter Fakta folgten. Allgemeiner bekannt sind von derartigen Bildungen

z. B. die laubblattähnliche Gestaltung des Kelches oder anderer Blütenteile, das Auftreten regelmäfsiger Blumenkronen (Pelorien) an Stelle sonst zygomorph ausgebildeter, die Vergrünungen, Füllungen und Durchwachsungen der Blüten u. a.; auch die Antheren- und Samenanlagen unterliegen einer „Metamorphose“; erstere produzieren z. B. unter Umständen Ovula, letztere bilden die verschiedensten Stadien der Vergrünung, in seltenen Fällen griffeltragende Pistille oder sogar Pollenkörner aus. Die aus derartigen Vorkommnissen von der älteren, morphologischen Schule gezogenen Folgerungen z. B. über die Entscheidung der Frage, ob ein Organ Stengel- oder Blattnatur habe, ob das Ovulum einem Spross, einem ganzen Blatt oder einem Teilblättchen äquivalent sei u. dergl., bekunden nur den starren Formalismus der Metamorphosenlehre, die es übersah, dass die Pflanze bei ihren Gestaltungsvorgängen nicht den Denkformen des menschlichen Verstandes entsprechend verfährt und Übergangsformen hervorbringt, die eine reinbegriffliche Unterordnung unter bestimmte Denkkategorien illusorisch machen. Da die Missbildungen immer nur die aufserordentliche Schmiegsamkeit des Zellplasmas unter dem Einfluss hemmender oder einseitig fördernder Wachstumsfaktoren zu tage treten lassen, so ist es aussichtslos, auf dem Wege der Beobachtung etwas anderes als eben die reale Wirkungsart dieser Bedingungen ermitteln zu wollen.

Neben die Betrachtung der fertigen Blütenzustände, wie sie vom vergleichend morphologischen Standpunkt aus betrieben wurde, trat mit der Zeit die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung, welche die Beziehungen zwischen den äufserlichen Verhältnissen der Form, Zahl, Stellung, Verwachsung u. s. w. der Blütenglieder zu dem Wachstumsmodus ihrer ursprünglichen Anlagen festzustellen hat. Die Anfänge dieser Richtung gehen bis auf C. F. Wolff zurück, der in seiner Theoria generationis (Halle 1774) u. a. auch die Entwickelung einer Blüte (*Vicia Faba*) mit den Mitteln seiner Zeit untersuchte. Sein Hauptverdienst (vergl. Göbel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk's Handbuch III, 1. Hälfte, p. 105) liegt in dem von ihm geführten Nachweis, dass bei Entwickelung der Pflanzenblätter wirkliche Neubildung aus einem noch ungegliederten Vegetationspunkt — und nicht etwa blofse Entfaltung und Streckung bereits angelegter, aber nicht wahrnehmbarer Organe — stattfindet. Er setzte in seiner Inauguraldissertation

(1759) an Stelle der bis dahin in hohem Ansehen stehenden Evolutionstheorie, die eine Einschachtelung sämtlicher Teile einer Pflanze innerhalb des Keimes und eine ebensolche für sämtliche, durch Descendenz verbundene Keime einer Art innerhalb des ersten Urkeimes derselben annahm, die Theorie der sogenannten Epigenesis d. h. der Neubildung vorher nicht vorhandener Organe an fortwährend sich umgestaltenden Bildungsanlagen. Auch untersuchte er die näheren Bedingungen, durch welche z. B. die Laubblätter der Pflanze in den oberen Teilen derselben modifiziert werden und fand u. a. das Auftreten der Blumenfarbe von geänderten Ernährungsbedingungen abhängig (s. Göbel a. a. O.). Im Allgemeinen fasste er die abändernden Ursachen innerhalb der Blütenregion als Wachstumshemmungen auf, die gradweise gegen die Spitze der Achse abgestuft sind. Leider hatte er aber trotz der Zeitgenossenschaft mit Kölreuter sehr unvollkommene Vorstellungen über die Geschlechtsfunktion der Blumenteile (vergl. Sachs, Gesch. d. Botanik, p. 438), so dass seine morphologischen Ideen keinen wesentlichen Einfluss auf eine tiefere Auffassung der Blüte gewannen. Erst die oben erwähnten embryologischen Untersuchungen liefsen allmählich auch den Wert der Entwickelungsgeschichte für das Verständnis der Blütenorgane hervortreten und R. Brown, Schleiden, Schacht, Hofmeister und andere Forscher machten auch hier die ersten exakteren Beobachtungen. Im weiteren Umfange wurde dieses Gebiet von Payer bearbeitet, der in seinem Traité d'organogénie végétale comparée de la fleur (Paris 1857) die Umformungs- und Neubildungsstadien zahlreicher Blüten und Blütenorgane bis in ihre ersten Anfänge verfolgte und durch künstlerisch entworfene Abbildungen erläuterte. Hier hätte die ältere Morphologie vielfach Gelegenheit gehabt, ihre theoretischen Sätze z. B. von der Prosenthese beim Übergang aus einem Blütencyklus zum nächstfolgenden, von dem langen oder kurzen Wege der genetischen Blattspirale u. dergl. an der Wirklichkeit zu prüfen. Allein sie verschmähte zunächst das empirische Verfahren und suchte die ihr unbequemen Thatsachen der Entwickelungsgeschichte durch die Annahme zu widerlegen, dass vor dem ersten Sichtbarwerden der Organe am Blütenscheitel dieselben schon in irgendwelcher unsichtbaren Form angelegt seien, die später unterdrückt oder modifiziert werde. Erst die neuere Morphologie hat auch die Entwickelungsgeschichte der Blüte ohne gefärbte Brille zu betrachten gelehrt.

Schon durch Hofmeister (s. oben) waren vergleichende Ausblicke eröffnet worden, welche die Blüte der Angiospermen durch Vermittelung der Gymnospermen mit den Sporangienständen der höheren Gefäfskryptogamen verknüpft erscheinen liefsen. Hiernach musste auch die Blüte in verändertem Sinne aufgefasst werden. Ihre Anfänge sind bei den heterosporen Gefäfskryptogamen da zu suchen, wo sich die sporenerzeugenden Blätter derselben als gesonderte Sporangienstände von der vegetativen Region — etwa wie z. B. bei *Selaginella* (s. Pax, Allgemeine Morphologie der Pflanzen, p. 382—385) — abgrenzen. Enthalten dabei, wie es bei letzterer Gattung der Fall ist, die Sporangienstände sowohl Mikro- als Makrosporangien, so ist damit ein „Prototyp der Zwitterblüte" angedeutet. Mit diesen primordialen Blüten der Gefäfskryptogamen stimmen nun die der Gymnospermen morphologisch und entwickelungsgeschichtlich in viel höherem Grade überein, als die der Angiospermen, die sich z. B. durch das vollständigere Aufgehen des Achsenscheitels in der Blütenbildung und die damit zusammenhängende Einschliefsung der Samenanlagen durch die Fruchtblätter von jenen unterscheiden. Eine Gymnospermen- und eine Angiospermenblüte sind demnach zwei auch morphologisch ungleichwertige Bildungen, die nicht auf ein- und dasselbe Schema zurückgeführt werden können. Desgleichen kann unter Umständen eine angiosperme Blüte nur aus pollen- und samenknospenerzeugenden Organen bestehen, ohne dass ein „Hüllkreis" als verkümmert oder als unsichtbar vorhanden anzunehmen ist. Die aus der vegetativen in die geschlechtliche Region übertretenden Bildungen haben vielfach einen accessorischen Charakter, der mit dem Wesen der Blüte als dem Träger von Geschlechtsorganen und als dem Entwickelungsprodukt eines ursprünglichen Sporangienstandes nichts zu thun hat. Es kann demnach auch sowohl ein einziger als ein doppelter Kreis von Hüllorganen zur Ausbildung gelangen, ohne dass in ersterem Falle das Schwinden eines Kreises anzunehmen ist, wenn nicht entwickelungsgeschichtliche Gründe oder offenkundige Verwandtschaftsbeziehungen eine solche Annahme unabweisbar machen. Endlich kann eine Samenanlage (= Makrosporangium) auch vom Blatt auf die Blütenachse übertreten, oder ein Staubblatt (= mikrosporangientragendes Sporophyll) vom Achsenscheitel ausgegliedert werden, ohne dass damit über das Wesen solcher abnorm gestellten Organe etwas anderes offenbart wird, als die direkte Beobachtung

ihrer Anlagen und deren Wachstumsbedingungen lehrt. In der morphologischen Litteratur haben sich zahlreiche Streitfragen über die Dignität der Blütenorgane, wie besonders auch der Samenanlagen und ihrer Teile, Jahrzehnte hindurch fortgezogen; da die Entscheidung derselben in diesem oder jenem Sinne aber für die Blütenbiologie kein wesentliches Interesse hat, dürfen sie hier aufser Betracht bleiben.

6. Neuere Arbeiten zur Lehre von der Zeugung und der Artenbildung.

Seit 1850 trat eine andere Reihe von Untersuchungen mehr und mehr in den Vordergrund, die einen neuen Aufschwung der Blütenbiologie vorbereiteten. Dieselben bezogen sich zunächst auf das Verhältnis der geschlechtlichen Vermehrung zu anderen Fortpflanzungsarten und knüpften an einen zuerst von J. Smith (Trans. of the Linn. Soc. 1841, p. 509) beschriebenen Fall an; derselbe beobachtete nämlich an einem weiblichen Exemplar der diöcischen *Caelebogyne ilicifolia*, das seit 1829 in Kew kultiviert wurde, fortgesetzt die Bildung keimfähiger Samen ohne Beihilfe von Pollen. Diese Thatsache erschien um so bedeutungsvoller, als auf zoologischem Gebiet 1856 Th. v. Siebold ähnliche Beobachtungen über die Entwickelung von Bienen, Schmetterlingen und anderen Insekten aus unbefruchteten Eiern gemacht und diese Art der Fortpflanzung als Jungfernzeugung oder Parthenogenesis bezeichnet hatte. A. Braun, der bereits in seiner Schrift: Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Spezies (Berlin 1853) das regelmäfsige Auftreten einer bestimmten Zahl vegetativer Sprossachsen vor Bildung des Blütensprosses mit dem Generationswechsel der Medusen und Salpen im Tierreich verglichen hatte, erkannte zuerst die Bedeutung der Beobachtungen von Smith und stellte dieselben in einem Vortrage auf der Naturforscherversammlung zu Wien 1856 (s. Flora 1856, p. 600) in Parallele zu den Entdeckungen Siebold's; auch führte er als zweiten, sicher festgestellten Fall von Parthenogenesis bei Pflanzen die Vermehrung von *Chara crinita* an, die an den meisten Orten ihres weiten Verbreitungsgebietes nur in weiblichen Individuen vorkommt und trotzdem keimfähige Sporenfrüchte hervorbringt. Zugleich konstatierte er an einem in Berlin kultivierten Exemplar der *Caelebogyne* (Die Parthenogenesis bei Pflanzen, Berlin 1857) die thatsächliche Richtig-

keit der Angaben von Smith. Da die zu Kew und Berlin gezogenen weiblichen Stöcke der Pflanze immer nur weibliche, der Mutterpflanze individuell gleiche Exemplare lieferten, so war die darin zu Tage tretende Ähnlichkeit mit vegetativer Vermehrung klar genug. Jedoch hatte Deeke in einem vereinzelten Fall an einer Samenknospe der Pflanze einen Pollenschlauch aufgefunden, und Baillon (De l'hermaphroditisme accidentel chez les Euphorbiacées Bull. Soc. bot. de France IV, p. 695; auch in Adansonia I, p. 124—173), sowie Karsten (Das Geschlechtsleben der Pflanzen und die Parthenogenesis. Berlin 1860) beobachteten das vereinzelte Auftreten von verkümmerten oder ausgebildeten Antheren innerhalb der sonst rein weiblichen Blüte. Damit schien die Thatsache der Parthenogenesis bei *Caelebogyne* wieder in Frage gestellt, obgleich Braun in einer ausführlichen Schrift (Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Berlin 1860) seine Beobachtungen inzwischen weiter fortgeführt und näher begründet hatte. Bei diesem Widerspruch schienen um 1860 die Thatsachen fast ebenso sehr gegen als für die Möglichkeit der Parthenogenesis zu sprechen, die manchen Botanikern als Ausnahme des sonst allgemein giltigen Sexualitätsgesetzes unbequem erschien; man suchte daher den Fall entweder auf ungenaue Beobachtung d. h. Übersehen der Antheren zurückzuführen oder machte die Annahme, dass der Keim von *Caelebogyne* kein Embryo, sondern eine aus der Samenanlage hervorwachsende Sprossknospe sei. Beide Erklärungsversuche waren allerdings verfehlt, da die Beobachtungen Braun's sich später durchaus bestätigten. Jedoch war in jener Zeit, als der Streit über die Parthenogenesis sich erhob, die Erforschung der Befruchtungsvorgänge und der mit ihnen eng verknüpften Zellbildungs- und Kernteilungserscheinungen noch nicht soweit vorgerückt, dass eine nähere Einsicht in das Verhältnis der parthenogenetischen Zeugung zu der bisexuellen möglich gewesen wäre. Weiterblickende Forscher, wie vor allen A. Braun selbst, hatten aber schon damals die Überzeugung, dass in der Parthenogenesis eine Erscheinung aufgedeckt sei, die dereinst neue Aufschlüsse über das Wesen der Zeugung geben werde.

Auch andere mit dem Zeugungsproblem in Zusammenhang stehende Fragen kamen in der Mitte des Jahrhunderts mehr und mehr in Fluss. Die Vorstellungen, die in der älteren Systematik seit Linné über die Konstanz der Arten gehegt worden waren, gerieten allmählich ins Schwanken. Dieselben hängen in der

That mit den Ansichten vom Wesen der Befruchtung auf das engste zusammen. Nimmt man an, dass bei letzterer durch den männlichen und weiblichen Befruchtungsstoff stets dieselbe Summe charakteristischer Eigenschaften — abgesehen von individuellen Abweichungen — unverändert auf die Nachkommen übertragen wird, und dass ferner nur die geschlechtliche Vermischung zwischen Abkömmlingen derselben genetischen Reihe andauernde Fruchtbarkeit zur Folge hat, während die Kreuzung zwischen Zeugungskreisen ungleicher Abstammung immer nur zu bald aussterbenden, unfruchtbaren Bastardformen führt, so gelangt man naturgemäfs zu der Vorstellung einer Descendenz der jetzt lebenden Pflanzen von ebenso vielen Urahnen, als gegenwärtig Spezies vorhanden sind. Jede durch etwaige Bastardbefruchtung eintretende Überschreitung des normalen Zeugungskreises wird nach dieser Vorstellung von der Natur selbst schnell wieder beseitigt und auf die jeder Art vorgeschriebene, konstante Vererbung ihrer Merkmale zurückgeführt. Abweichungen oder Varietäten können dann auf die Verschiebung der Artgrenzen keinen Einfluss haben, und die Kreuzungen zwischen derartigen Varietäten lassen niemals neue Arten, sondern immer nur ein Gewirr von Formen hervorgehen, deren Enträtselung bei manchen Pflanzengattungen wie *Salix**), *Rubus*, *Rosa*, *Hieracium* u. a. der systematischen Botanik allerdings nur sehr unvollkommen gelingen wollte. Diese Anschauung von der absoluten Konstanz der Arten findet sich z. B. bei Klotzsch, der es (Pflanzenbastarde und Mischlinge sowie deren Nutzanwendung, Berlin 1854, p. 18) als Gesetz aussprach, dass die aus wirklichen Pflanzenarten entstandenen, hybriden Abkömmlinge „stets unfruchtbar sind, indem sie insbesondere durch gehemmte Pollenentwickelung verhindert werden, die ihnen zustehende Geschlechtsfunktion zu vollführen, während eine gleiche oder ähnliche Folge bei der Pollenkreuzung der Varietäten niemals eintritt.“ Der genannte Botaniker unterschied daher nach englischem Vorbilde zwischen Bastarden oder Mittelspezies („mule“), die sich nur bei Kreuzung echter Arten bilden, und Mischlingen oder Mittelschlägen („cross-bred“), die aus der Vermischung von Varietäten hervorgehen. Dass schon Kölreuter die teilweise Fruchtbarkeit auch bei Bastarden zwischen echten Pflanzenarten nachgewiesen hatte, wurde von Klotzsch übersehen; auch hielt ihm Regel Erfah-

*) Bekannt ist Endlicher's berühmter Ausspruch über diese Gattung: botanicorum crux atque scandalum. (1841).

rungen über die Bastardierung von *Begonia*-Arten (s. Focke Pflanzenmischlinge, p. 440) entgegen, die seinen Sätzen direkt widersprachen. Inzwischen war die botanische Welt durch eine Mitteilung Dunal's (Courte introduction au travail de M. Esprit Fabre, d'Agde, sur la métamorphose des Aegilops en Triticum. Mém. de l'Acad. d. scienc. et lettr. de Montpellier. 1853) von der angeblichen Verwandlung einer *Aegilops*-Art in Weizen überrascht worden. Esprit Fabre hatte nämlich eine seit 1821 durch Requien bekannte und 1833 von Bertoloni beschriebene, im Mittelmeergebiet ziemlich verbreitete Grasform — *Aegilops triticoides* Req. — bei Agde in mehreren wildwachsenden Exemplaren gefunden, die ihren Ursprung aus der im Erdboden noch vorhandenen, sehr charakteristischen Ähre von *Aegilops ovata* nahmen. Einige Samen der Bertolonischen Art hatte Fabre in seinem Garten ausgesät und aus diesen Kulturen Pflanzen erhalten, die von ihrer Stammform in mehreren Merkmalen abwichen, aber sich der in der Umgebung von Agde vorzugsweise kultivierten Weizensorte („touzelle") auffallend genähert hatten. Während siebenjähriger Kultur wurde die anfangs nur samenarme Nachkommenschaft immer fruchtbarer und ging in eine samenbeständige Getreideform über, die Fabre als „aegilops blé" bezeichnete. Hier schien also der Fall einer direkten Umwandlung einer Spezies in eine andere vorzuliegen. Godron (zuerst in den Abhandlungen: Quelques notes sur la flore de Montpellier, Besançon 1854, und: De la fécondation naturelle et artificielle des Aegilops par les Triticum. Mém. de l'Acad. de Stanislas. 1854, p. 439—442) führte zunächst die von Fabre beobachteten Thatsachen auf Bastardierung zurück und erhielt durch Bestäubung von *Aegilops ovata* mit Pollen der Weizensorte von Agde in der That hybride Pflanzen, die mit der *Aegilops triticoides* übereinstimmten. Jordan (Mémoire sur l'Aegilops triticoides. Paris 1856) hielt dagegen vorzugsweise aus philosophischen Gründen die in Rede stehende Pflanze nur für eine sterile Abweichung oder Monstrosität von *Aegilops ovata*, das von Fabre als „aegilops blé" kultivierte Gras aber für eine nicht hybride, samenbeständige Art, die er *A. speltaeformis* nannte und ausführlich analysierte. Godron bestäubte dann 1857 den von ihm gezüchteten Bastard *A. triticoides* in zweiter Generation mit dem Pollen der Weizensorte von Agde und erhielt aus einigen entstandenen Samen im folgenden Jahre Pflanzen, die dem „aegilops blé" von Fabre (A. speltaeformis Jord.) durchaus gleich waren.

Letztere Hybride ist also nach der jetzt üblichen Bezeichnungsweise: (*Aegilops ovata* ♀ × *Triticum vulgare* ♂) ♀ × *Tr. vulgare* ♂ oder ein s. g. Dreiviertelbastard. Derselbe zeigte sich im ersten Jahre nach seiner Entstehung noch ziemlich steril, nahm aber in den folgenden Generationen an Fruchtbarkeit zu und erwies sich merkwürdigerweise als durchaus samenbeständig (Vergl. Godron, Nouvelles expériences sur l'Aegilops triticoides. Mém. de l'Acad. de Stanislas 1858, p. 53 u. Histoire des Aegilops hybrides. Nancy 1870, p. 30). Diese von den bisherigen Erfahrungen über Bastardpflanzen stark abweichenden Resultate wurden später von Grönland (Bull. d. l. Soc. bot. de France T. VIII. 1861, p. 612—614), der die Bestäubung des Bastards mit dem Pollen verschiedener Weizensorten vornahm, sowie von Regel und anderen erfahrenen Hybridenzüchtern durchaus bestätigt.*) Hervorzuheben ist noch, dass die konstant gewordene *Aeg. speltaeformis* nicht in der von Godron für *Aeg. ovata* beschriebenen, charakterischen Weise spontan sich auszusäen vermag, sondern der künstlichen Beihilfe zur Aussaat bedarf (vergl. Godron, Histoire etc., p. 35).

Godron hatte seine mühsamen Untersuchungen über die hybriden *Aegilops* hauptsächlich in der Absicht unternommen, um die von ihm früher vertretenen Anschauungen von der Spezies (De l'espèce et des races dans les êtres organisés de la période géologique actuelle. Mém. de l'Acad. de Stanislas 1847, p. 182—288 und: De l'espèce considérée dans les êtres organisés appartenant aux périodes géologiques qui ont précédé celle où nous vivons. Ibid. 1848, p. 381—420) zu klären und zu berichtigen. Die Frucht dieser Studien war eine allgemeine Kritik des Artbegriffs (De l'espèce et des races dans les êtres organisés et specialement de l'unité de l'espèce humaine. Nancy 1859). Sowohl durch die Diskussionen zwischen Godron und Jordan, als später auch durch die mit Naudin, der jede scharfe Grenze zwischen Art, Rasse und Varietät leugnete, wurde eine immer lebhafter werdende Teilnahme der botanischen Zeitgenossen an diesen Fragen wachgerufen. Im Ganzen standen sich — abgesehen von dem be-

*) Die Untersuchungen über die hybriden *Aegilops*-Formen zogen sich noch lange Zeit hindurch fort (s. Focke, Pflanzenmischlinge, p. 411—414); für unseren Zweck kommen aber die später gemachten Erfahrungen, die im Wesentlichen nur eine Bestätigung und weitere Klärung des bis Anfang der sechziger Jahre Festgestellten ergaben, nicht weiter in Betracht.

sonderen Standpunkt Jordans — drei Parteien gegenüber, von denen die eine die Namen von Cuvier, de Blainville, Duvernoy, Flourens, A. L. de Jussieu und P. de Candolle auf ihre Fahne schrieb und für die Konstanz der Arten in die Schranken trat, während die zweite nach dem Vorgange von Lamarck und Etienne Geoffroy-Saint-Hilaire eine unbegrenzte Variabilität, sowie allmähliche Descendenz der Arten von einander annahm, und die dritte, zu der z. B. Isid. Geoffroy und auch Godron selbst gehörten, den Arten nur eine begrenzte Umwandlungsfähigkeit zugestanden. Jordan endlich trat sowohl der Tendenz der erstgenannten Partei, anscheinende Zwischenformen zwischen sonst gut begrenzten Arten ohne weiteres für Bastarde zu erklären, als auch der Annahme der Transformisten von einer unbegrenzten Variabilität entgegen und suchte das Studium polymorpher Pflanzengruppen vorzugsweise durch die empirische Feststellung der samenbeständigen Formen zu fördern. Für ihn existieren im Pflanzenreich nur konstante Varietäten, die zugleich eine Art oder einen Typus darstellen; die Spezies „ist nichts anderes als eine beständige, aus den Samen sich wiederholende Form" (vergl. Jordan in der oben cit. Abhandl., p. 36). In dieser Weise aufgefasst, zersplittern sich die in der Weise Linné's umgrenzten Arten in sehr zahlreiche Formen (die s. g. petites espèces), deren Feststellung vorzugsweise auf ihrer Unveränderlichkeit bei der Kultur aus Samen beruht.

Zweiter Hauptabschnitt.

Die Blütenbiologie im Zeitalter Darwin's.

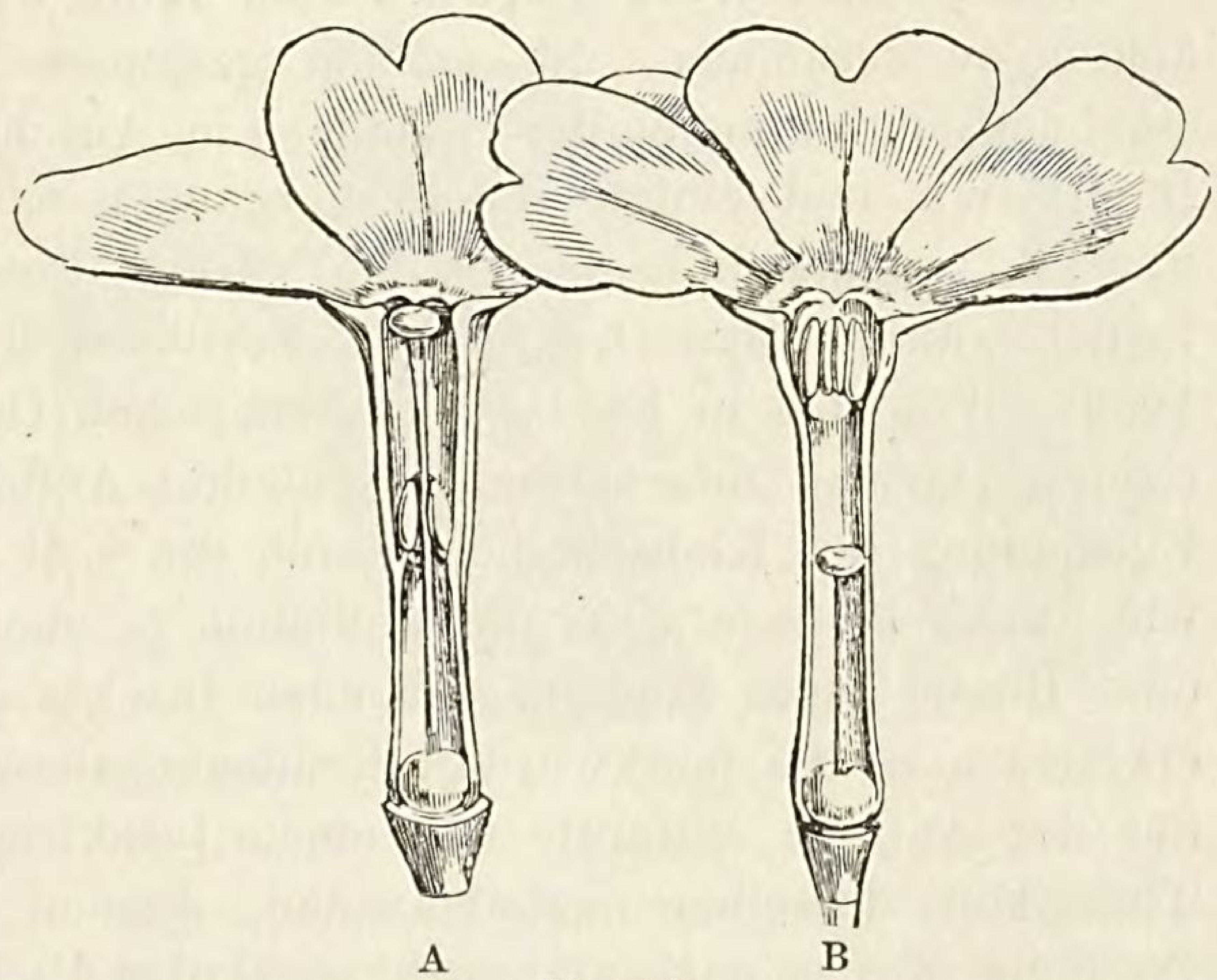
Kapitel III.

Wichtige Einzelforschungen in den Jahren 1858—1867.

1. Die ersten bahnbrechenden Arbeiten Darwins (1858—62) und ihr wissenschaftlicher Einfluss.

Mitten in die erwähnten Erörterungen über den Speziesbegriff fiel das Erscheinen des Buches von Charles Darwin über die Entstehung der Arten (1859). Mit ihm begann eine neue Periode auch in der Blütenbiologie, die wieder an die fast vergessenen Forschungen Sprengel's und Knight's anknüpfte. Einer der fundamentalen Gedanken jenes Werks, dass nämlich kein Zwitter während einer sehr langen Reihe von Generationen unausgesetzt sich selbst befruchten kann, ohne dass dadurch die betreffende Art an Lebensfähigkeit Einbuſse erleidet, wurde von Darwin in einer Reihe biologischer Spezialarbeiten auf das Gründlichste beleuchtet. Schon 1858 (On the Agency of Bees in the Fertilization of Papilionaceous Flowers and on the Crossing of Kidney-Beans. Ann. Mag. of Nat. Hist., Ser. III, Vol. II) hatte er nach dem Vorgange Sprengel's die Bestäubungsthätigkeit der Bienen an den Blumen von *Phaseolus*, *Trifolium repens* u. a. aufmerksam ins Auge gefasst und festgestellt, dass bei der Mehrzahl dieser Blumen (ausgenommen *Phaseolus vulgaris*) ohne Beihilfe der Insekten keine ausreichende Befruchtung und Samenbildung eintritt. Schloss er blühende Exemplare genannter Papilionaceen durch ein Netz vom Insektenbesuch ab, so wurde dadurch ihr Samenansatz in hohem Grade geschwächt. Auch nahmen Stöcke von *Phaseolus vulgaris*, einer bei Selbstbestäubung fruchtbaren Art, die aus der Nachkommenschaft verschiedener, nebeneinander kultivierter Varietäten mit schwarzen, braunen und weiſsen Samen

erzogen worden waren, höchst auffallende Mischfärbungen an den von ihnen produzierten Samen an. Das alles sprach unzweifelhaft für den förderlichen Einfluss der Fremdbestäubung auf die Fruchtbarkeit der von Insekten besuchten und mit entsprechenden Bestäubungseinrichtungen ausgerüsteten Schmetterlingsblumen. Auch völlig selbststerile (d. h. mit eigenem Pollen unfruchtbare) Pflanzen, wie z. B. einige Arten von *Vinca* brachte Darwin (Gard. Chron. 1861 p. 552; 831—32) durch künstliche Bestäubung zur Produktion von Samenkörnern. Im Jahre 1862 veröffentlichte er mehrere zum teil sehr umfangreiche Schriften, die durch die darin mitgeteilten, überraschenden und mit größter Genauigkeit festgestellten Thatsachen das Erstaunen der gelehrten Welt hervorriefen. Die von C. K. Sprengel (s. oben pag. 55) bereits bemerkte Erscheinung der Heterostylie, die übrigens auch andern Beobachtern wie Curtis (zwischen 1777—1787?), Persoon (1794), Tausch (1821) u. a. an *Primula*-Arten nicht entgangen war, wurde von Darwin zum Gegenstand einer sehr eingehenden Studie (On the two Forms or Dimorphic Condition in the Species of Primula and on their Remarkable Sexual Relations. Journ. Linn. Soc. Bot. Vol. VI.). gemacht. Er fand zunächst, dass bei ungleichgriffligen *Primula*-Arten wie z. B. *P. officinalis* Jacq. die langgrifflige Form (Fig. 1 bei *A*) beträchtlich längere Narbenpapillen und kleinere Pollenkörner hat, als die kurzgrifflige (*B*); durch sinnreich kombinierte Bestäubungsversuche zeigte er ferner, dass bei Kreuzung der ungleichgriffligen Formen — d. h. z. B. bei Bestäubung der Narbe einer langgriffligen Blüte mit dem Pollen einer kurzgriffligen oder umgekehrt — bedeutend reichlicherer Samenansatz



Figur 1.
Langgrifflige (A) und kurzgrifflige Form (B) von *Primula* (nach Darwin).

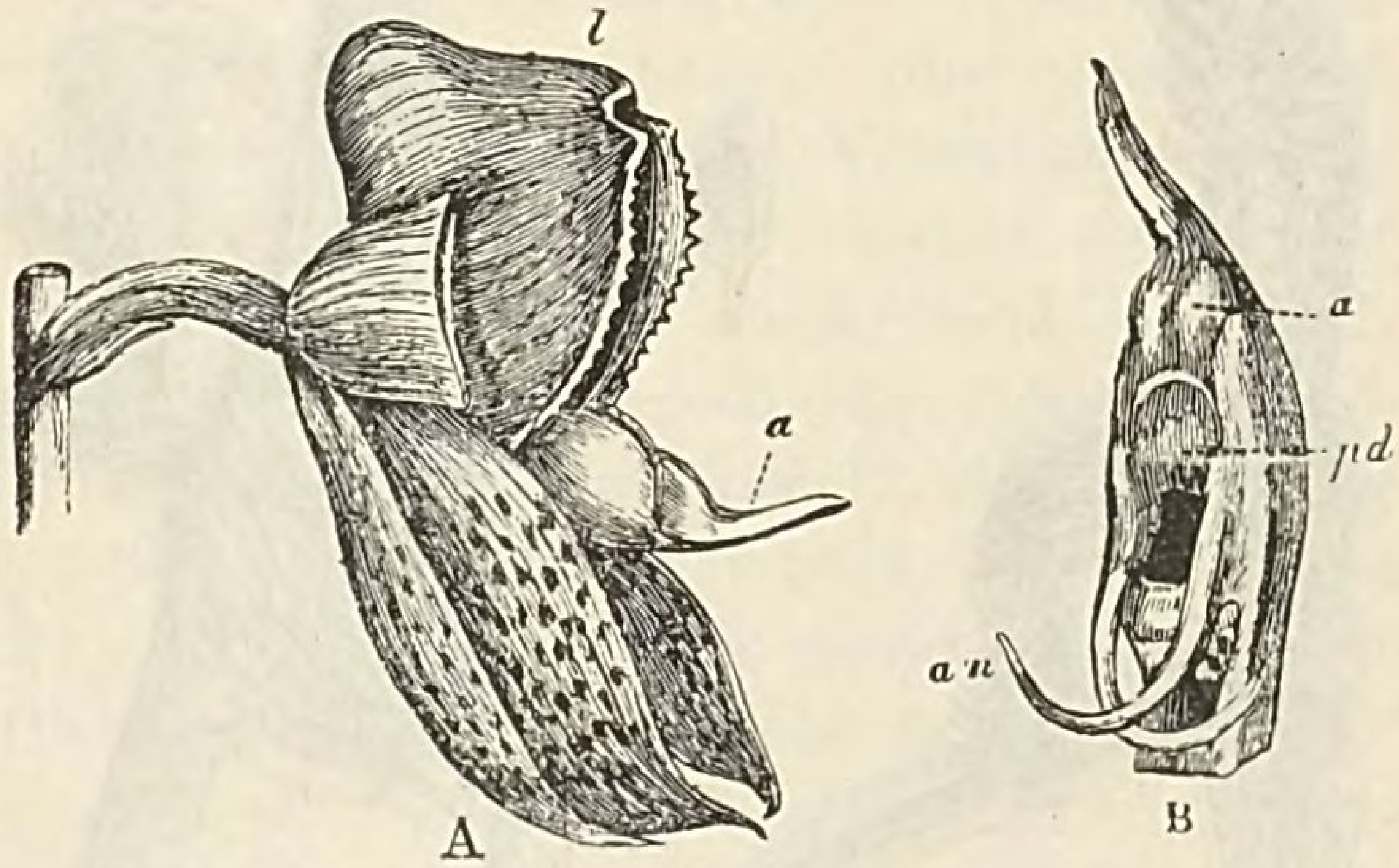
BAYERISCHE STAATS-BIBLIOTHEK MUENCHEN

stattfindet, als bei einer sexuellen Verbindung zwischen gleichgriffligen Blumen. Da beiderlei Blütenformen in diesen Fällen auf verschiedene Stöcke verteilt sind, so ist hier die Kreuzung zwischen ungleichen Individuen offenbar die für den Samenertrag und die Erhaltung der Art vorteilhaftere Befruchtungsweise. Ähnliche Verhältnisse wurden auch bei andern *Primula*-Arten nachgewiesen und aufserdem für eine gröfsere Reihe von Pflanzen aus verschiedenen Familien, wie Rubiaceen, Borragineen, Gentianeen u. a. dem Blütenbau nach wahrscheinlich gemacht.

Ein zweites Werk Darwin's vom Jahre 1862 fasste die Beobachtungen zusammen, die er seit geraumer Zeit über die Bestäubungseinrichtungen der Orchideen im Anschluss an Sprengel, R. Brown und einige andere Vorgänger mit aufserordentlicher Sorgfalt gesammelt hatte (On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects. London 1862). Von den in England einheimischen Orchideen ausgehend richtete Darwin zunächst seine besondere Aufmerksamkeit auf die Einrichtung der Klebscheiben, durch die z. B. bei den Ophrydeen wie *Orchis mascula* u. a. das Pollinium (s. oben p. 54) dem Kopf oder Rüssel eines blütenbesuchenden Insekts angekittet wird; er erklärte u. a. die merkwürdige Krümmungsbewegung, welche das aus der Anthere entfernte und einem Insektrüssel (oder einer die Thätigkeit desselben nachahmenden, dünnen Spitze) angeklebte Pollinium aus seiner anfänglich vertikalen Richtung in eine horizontale überführt; erst in dieser letzteren Stellung, die nach Verlauf etwa von einer halben Minute eintritt, trifft das dickere Ende des Polliniums bei seiner Einführung in eine befruchtungsfähige Blüte genau auf die Oberfläche des klebrigen Stigmas und setzt etwas Pollen auf derselben ab. Nun erhärten bei fünf in England wildwachsenden Orchideen wie *Gymnadenia conopea*, *Platanthera bifolia* u. a., die sämtlich Honig in ihrem Blütensporn absondern, die an die Luft gebrachten Klebscheiben erst nach mehreren Stunden; dagegen geschieht dies bei den *Orchis*-Arten, deren Sporn keinen freien Nektar abscheidet, sondern denselben im Zellgewebe verschlossen enthält, in einem viel kürzeren Zeitraum. Darwin spricht sich über diesen biologischen Unterschied wie folgt aus. „Da die klebrige Substanz der Scheiben dieser (fünf) Arten wie *Gymnadenia*, *Platanthera* u. s. w. so klebrig ist, dass sie zur genügenden Befestigung der Pollenmassen an das blumenbesuchende Insekt dient, ohne alsbald hart zu werden, so kann es nicht weiter

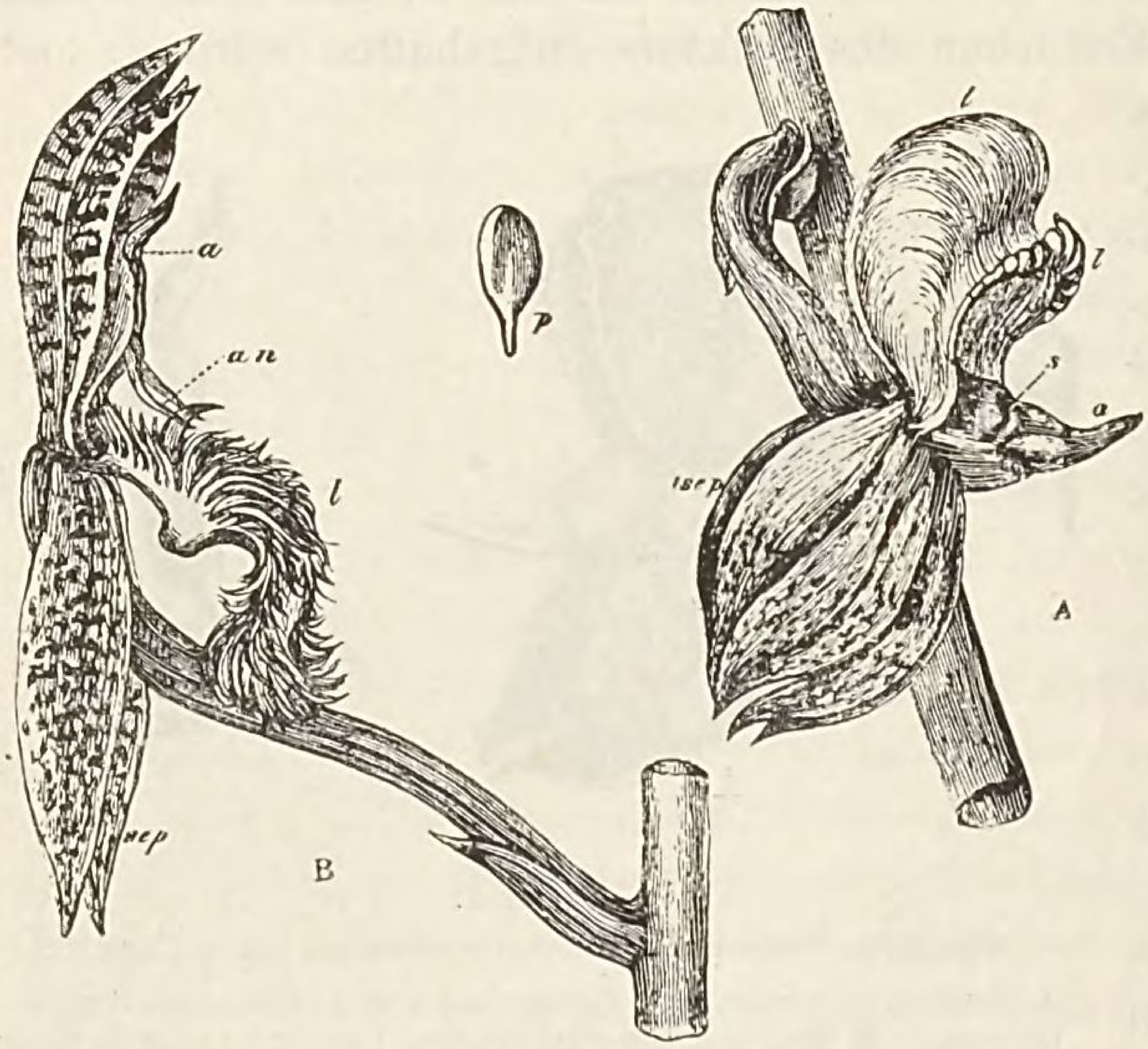
BAYERISCHE STAATS- BIBLIOTHEK MUENCHEN

von Nutzen sein, wenn die Insekten durch die Notwendigkeit, die innere Membran der Nektarien mehrfach zu durchbohren bei dem Aufsaugen des Honigsaftes länger aufgehalten werden, und bei diesen (fünf) Arten, und bei ihnen allein, finden wir einen reichlichen Vorrat von Honigsaft zum schnellen Aufsaugen bereit in offenen Nektarien. Auf der andern Seite würde es, wenn die klebrige Substanz durch eine kurze Aussetzung an die Luft gleich erhärtet, offenbar äufserst vorteilhaft für die Pflanze sein, wenn die Insekten im Erreichen des Nektars aufgehalten würden; und bei allen solchen Arten ist der Nektar in Intercellularräumen aufbewahrt, so dass er nur nach Durchbohrung der inneren Membran an mehreren Stellen erlangt werden kann, und das erfordert Zeit. Wenn diese doppelte Beziehung eine zufällige ist, so ist dies ein sehr glücklicher Zufall für die Pflanzen; ich kann aber nicht glauben, dass sie es sei, und mir scheint dies einer der wunderbarsten Fälle von Anpassung zu sein, die je berichtet worden ist.“ (Die verschiedenen Einrichtungen etc. übers. v. V. Carus, p. 38). — Auf andere Einrichtungen, die Darwin's Werk an den Blüten der Orchideen aufdeckte, kann hier nur andeutungsweise eingegangen werden. Einen der auffallendsten Fälle bietet die amerikanische Gattung *Catasetum*, dessen drei ganz verschieden gebaute und meist nur getrennt auftretende Blütenformen schon von Lindley und Schomburgk an ein- und demselben Pflanzenstock beobachtet waren. Darwin widmete dieser Gattung, der sich auch *Cycnonches* anschliefst, eine besondere Abhandlung (On the three Remarkable Sexual Forms of Catasetum tridentatum. Journ. Linn. Soc. Bot. Vol. VI, 1862); die als *Catasetum tridentatum* (Fig. 2) bezeichnete Blütenform, deren Pollinien sich



Figur 2.
Männliche Blüte von *Catasetum tridentatum* (nach Darwin).
A. Blüte von der Seite nach Entfernung von zwei äufseren Perigonblättern. — B. Säulchen von vorn gesehen, in umgekehrter Stellung wie bei A. Bedeutung der Buchstaben: *a* Anthere, *pd* Polliniumstiel, *an* Antenne, *l* Lippe.

durch eine sehr grofse Klebscheibe auszeichnen und bei Berührung zweier am Säulchen befestigter Fäden (Antennen) gleich einem Pfeil auf gröfsere Entfernungen (etwa bis zu 1 m) fortgeschleudert werden, erwies sich als die männliche Blüte, die stets unbefruchtet bleibt; die zweite Form (*Monachanthus viridis* Fig. 3*A*) die reichlich Samen produziert und deren Antherensäcke mit rudimentären Pollenmassen sich niemals öffnen, giebt sich durch dieses Verhalten als weiblich zu erkennen. Die dritte Form (*Myanthus barbatus* s. Fig. 3 *B*) endlich mit kurzen Antennen, normalen Pollinien und ausgebildeten Samenanlagen stellt die Zwitterblüte dar, die jedoch nach späteren Beobachtungen von H. Crüger (1865) auf Trinidad steril bleiben soll. Aus diesen und vielen anderen Vorkommnissen zieht Darwin in seinem Orchideenwerk den allgemeinen Schluss, dass die Natur bei den Orchideen „in ausdrücklichster Weise beständige Selbstbefruchtung verabscheut". Nur in vereinzelten Fällen, z. B. bei *Ophrys apifera*, *Neotinea intacta*, *Dendrobium cretaceum* u. a. kommen unzweifelhaft Einrichtungen für Selbstbestäubung (Autogamie) vor, dann aber in der Regel daneben auch allogame; fehlen letztere ganz, so sprechen wenigstens gewisse Verwandtschaftsverhältnisse zu nahestehenden allogamen Formen dafür, dass die Autogamie erst sekundär unter besonderen Umständen erworben ist.



Figur 3.
Weibliche und zwittrige Blüte von *Catasetum tridentatum* (nach Darwin).
A. Weibliche Blüte (Monachanthus-Form); *p* die Pollenmassen, *s* die Narbenspalte, *sep* zwei untere Blätter des äufseren Perigons. — B. Zwittrige Blüte (Myanthus-Form); *a* Anthere, *an* Antennen, *l* Lippe, *sep* untere Blätter des äuferen Perigons.

Die von einem so ausgezeichneten Naturforscher wie Darwin

ausgehenden Schlussfolgerungen über die vorteilhaften Wirkungen der Kreuzung fanden bei den zeitgenössischen Botanikern teils Widerspruch, teils anerkennende Zustimmung. Von Entgegnungen, die den ersten blütenbiologischen Arbeiten Darwin's auf dem Fuße folgten, hat die von L. C. Treviranus (Über Dichogamie nach C. C. Sprengel und Ch. Darwin. Bot. Zeit. 1863, p. 1—7; 9—16) insofern historisches Interesse, als in ihr der Gegensatz zwischen der alten und der neuen, von Darwin inaugurierten Richtung der Blütenbiologie recht deutlich zu tage tritt. Treviranus, der einst gegen Henschel's (s. oben p. 62) Angriffe die Bestäubungstheorie Sprengel's nur lau verteidigt hatte, verleugnete auch Darwin gegenüber die alten dogmatischen Vorstellungen über den Vorgang der Blütenbestäubung nicht. Er konnte sich weder bei Papilionaceen, deren Geschlechtsteile anscheinend im Schiffchen aufeinanderwirken, noch bei Erikaceen, Kompositen, Kampanulaceen u. a., bei denen nach seiner Ansicht die Bestäubung sich bei geschlossener Blumenkrone vollzieht noch bei Blumen wie *Berberis*, *Ruta*, *Saxifraga*, *Nigella* u. a., die „eine Näherung der Staubfäden und Narben gegeneinander zur Zeit der Befruchtung“ wahrnehmen lassen, — lauter Fälle, die bereits Sprengel bedeutend richtiger aufgefasst hatte — von der Notwendigkeit der Fremdbestäubung genannter Blüten durch Insekten überzeugen. Einen so leicht festzustellenden Vorgang, wie die Übertragung des Blütenstaubes bei den Schmetterlingsblumen durch Bienen oder Hummeln, hält er für zweifelhaft und meint, dass das Insekt sich nicht auf die Flügel oder das Schiffchen, sondern am Blütengrunde niederlassen müsse, um hier zwischen den Lücken der Kronenblätter das Saugorgan einzuführen! Die Regel der vermiedenen Selbstbefruchtung erkennt er unter dem Zwange von Darwin's Beweisen nur bei heterostylen Pflanzen und bei Orchideen an, da es bei ihnen „zur Befruchtung zweier hermaphroditischen Individuen bedarf, von denen das eine das männliche Zeugungselement hergiebt, das andere das weibliche.“

Von größerem Gewicht waren die Einwürfe, die H. v. Mohl (Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten, Bot. Zeit. 1863, p. 309—315; 321—328) gegen die Allgemeingiltigkeit des von Darwin proklamierten Gesetzes erhob. Jener hervorragende Pflanzenanatom machte auf Gewächse wie *Ruellia clandestina*, *Viola mirabilis*, *Campanula* (*Specularia*) *perfoliata* u. a. aufmerksam, bei denen schon Dillenius (1732) und Linné (1749) das Vorkommen

von zweierlei Blütenformen — die eine mit kleiner geschlossenbleibender, die andere mit grofser und offener Korolle*) — nachgewiesen hatten. Mohl bewies durch anatomische Untersuchung der geschlossenbleibenden Blüten von *Oxalis Acetosella*, *Impatiens Noli tangere*, *Specularia perfoliata* und *Viola elatior*, dass in denselben die Pollenkörner innerhalb der Antheren verbleiben und von dort aus ihre Schläuche zu den Narben hinsenden. Trotz des rudimentären Zustandes der Geschlechtsorgane und der verhältnismäfsig geringen Menge von Pollen wird auf diese Weise reichliche Befruchtung und Samenbildung erzielt, da kein Pollen verloren geht. Die hier zwangsweise eintretende Selbstbefruchtung bringt Mohl in Zusammenhang mit der Unfruchtbarkeit der grofsen, offenen Blüten und führt ferner die Blüten der Fumariaceen als Beispiel einer Konstruktion an, die Selbstbestäubung unvermeidlich mache, da bei ihnen die Antheren die Narbe unmittelbar berühren. In allen diesen Fällen scheint ihm Fremdbestäubung zwar nicht für eine unendliche Reihe von Generationen — was sich überhaupt nicht beweisen lasse —, aber doch für Zeiträume, wie sie der Erfahrung zu gebote ständen, völlig ausgeschlossen. Allerdings sind diese Einwände nicht ganz zutreffend, da die Unfruchtbarkeit der eben erwähnten, offenen Blüten keine absolute ist, und ferner gerade unter den Fumariaceen bisweilen Selbststerilität vorkommt, welche die sonst unvermeidliche Autogamie verhindert.

Der allgemeine Standpunkt der Blütenbiologie im Anfang der sechsziger Jahre nach dem Erscheinen der ersten Hauptschriften Darwin's über Bestäubungseinrichtungen blickt in recht prägnanter Weise aus einer Abhandlung von Eugène Fournier, damaligen Schriftführer der Société botanique de France, hervor (Sur la fécondation dans les Phanérogames. Paris 1863), deren historischer Abschnitt bereits im Vorhergehenden mehrfach citiert wurde. Sie giebt uns in dem eng zusammengedrängten Rahmen einer Habilitationsschrift ein Bild von den Anschauungen, die damals in Frankreich über die Bestäubungs- und Befruchtungsvorgänge der Pflanzen verbreitet waren, und schenkt auch den Arbeiten deut-

*) Das Auftreten derartiger geschlossenbleibender Blüten wurde später von Kuhn (Bot. Zeit. 1867, p. 66) als Kleistogamie bezeichnet, — ein Ausdruck, der sich allgemein eingebürgert hat. Im Gegensatz zu den geschlossenen (kleistogamen) Blüten werden die offenen als chasmogam bezeichnet.

scher Forscher ausführliche Beachtung, so dass eine Analyse der Schrift einiges zur Charakteristik der in Rede stehenden Epoche beitragen dürfte. Unter den Mitteln, welche die Bestäubung resp. Befruchtung herbeiführen oder verhindern, unterscheidet der Autor*) zunächst 7 verschiedene Kategorien, nämlich die den Blütenhüllen eigentümlichen Funktionen, ferner das relative Stellungsverhältnis der männlichen und weiblichen Sexualorgane, die Art der Antherendehiscenz, die Bewegungen der Staubgefäfse und Griffel, die Hilfe der Insekten und des Windes, und endlich gewisse meteorologische Faktoren. In der auffallenden Färbung und dem Duft der Blüten erblickt er bereits ein Anlockungsmittel für die Insekten; andrerseits warnt er vor zu starker Betonung dieses Umstandes, da es auch zahlreiche Fälle gäbe, in denen die Pflanzen neben sterilen Blüten mit grofser Krone auch solche mit rudimentärer Korolle entwickeln, die allein fruchtbar sind. Als Beispiele werden Arten von *Viola*, *Oxalis Acetosella*, die geokarpen Leguminosen aus den Gattungen *Vicia*, *Lathyrus*, *Amphicarpaea*, *Arachis*, *Voandzeia*, *Stylosanthes*, *Chapmannia*, sowie *Lamium bifidum* DC. mit der Nebenform *L. cryptanthum* Guss., *Arenaria graminifolia* Ard. (incl. *A. clandestina* Portenschl.), *Salvia* und *Mentha* genannt. Auch wird hervorgehoben, dass Blütenhüllen, die wie bei *Thalictrum* im Anfang der Anthese abgeworfen werden, nicht der Anlockung dienen können. In anderen Fällen bilden die Kronblätter einen Schutz gegen die Schädigung durch Wasser oder sie führen Bewegungen aus, die in Zusammenhang mit der Bestäubung stehen. Letzteres kommt z. B. bei *Indigofera* und *Medicago* vor, deren Carina durch hakenförmige Fortsätze mit der Fahne verbunden ist, aber im Verlauf der Anthese aus dieser Verbindung gelöst wird, so dass die Carina infolge ihrer Elasticität herabklappt und das Ausfallen des Pollens herbeiführt. Bei *Lopezia racemosa* ist ein löffelförmiges, dem einzigen Staubgefäfs gegenüberstehendes, petaloides Organ vorhanden, das in seinem Innern den Pollen und den von zwei darauf befindlichen Nektarien abgesonderten Honig aufnimmt und sich sodann auf die Narbe legt; letztere entwickelt gleichzeitig einen Haarbüschel, um den Pollen besser festzuhalten. Bei den *Viola*-Arten sammelt sich in dem ausgehöhlten und be-

*) Vergl. Kapitel III der citierten Schrift. Das vorangehende erste Kapitel ist historischen Inhalts, und das zweite beschreibt den Bau „der zur Befruchtung notwendigen Organe“ vorwiegend vom anatomischen Standpunkte.

haarten Nagel des gespornten Blumenblatts Pollen an, so dass die Narbe durch Niederbiegung denselben leicht aufnehmen kann. Die unrichtige Auffassung dieser Fälle als Einrichtungen der Selbstbestäubung ist sehr charakteristisch. Von Bestäubungseinrichtungen, die mit der relativen Stellung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane zusammenhängen, beschreibt Fournier u. a. die der Salpiglossoidee *Reyesia* (nach Bureau), bei der von den vier didynamen Staubgefäfsen die beiden vorderen durch Haarfilz zusammenhängende Antheren besitzen, und die beiden hinteren, stark vergröfserten Beutelfächer derart von dem löffelartig ausgehöhlten, am Rande papillentragenden Griffelende bedeckt werden, dass der Dehiscenzspalt der Antheren in der Aushöhlung des Löffels liegt, und der Pollen unvermeidlich die Narbenpapillen streifen muss. Hier erscheint die Vergröfserung der hinteren Beutelfächer als die Folge eines durch „die unmittelbare und fortwährende Berührung mit dem weiblichen Organ veranlassten Reizes" (nach Bureau). Bei den Kompositen soll ferner der Griffel beim Durchwachsen durch den mit Pollen erfüllten Antherencylinder vermittels der Fegehaare den Blütenstaub auf die Narbe schaffen (!). — Von Bewegungen der Staubgefäfse werden zunächst die langsam eintretenden (z. B. von *Linum*, *Geranium*, *Clerodendron*, *Croton*, *Poranthera*, *Dictamnus*, *Zygophyllum Fabago*, *Tropaeolum*, *Dianthus*, *Stellaria Holostea*, *Cistus*, *Poinciana*, *Sedum Telephium* und *S. reflexum*, *Geum urbanum*, *Agrimonia Eupatoria*, *Saxifraga dactylioides*, *Fritillaria persica*, *Tamarix gallica*, *Polygonum orientale*, *Hyoscyamus aureus*) erwähnt, durch die sie sich in bestimmten Momenten dem Pistill zum Zweck der Bestäubung nähern. Bei den meisten Ranunculaceen, bei denen die Staubgefäfse anfangs gegen das Pistill gedrückt sind, entfernen sie sich im Verlauf der Anthese wieder von demselben. Die plötzliche, durch Reiz ausgelöste Bewegung der Staubgefäfse bei zahlreichen Arten von *Berberis* und *Mahonia* hat nach Fournier den Zweck, die Anthere auf die Narbe zu bringen. Bei *Kalmia*, deren Antheren in kleinen Gruben am Grunde der Krone festgehalten werden, krümmen sich die Staubgefäfse zuerst um loszukommen und richten sich dann oberhalb des Pistills auf. Höchst abenteuerlich ist die Vorstellung, die unser Autor sich von der Blüte von *Salvia* gebildet hat (p. 62): „Man weifs, dass bei den Salbeiarten die Konnektive sehr verlängert sind und an ihrem Ende einerseits eine Anthere, die in

eine Nektardrüse (!) umgewandelt ist, andrerseits eine normale Anthere tragen; das Ganze ist auf dem Filament im Gleichgewicht. Wenn der Honig aus den Drüsen herausgeflossen ist, fällt die Anthere nach der Seite der Narbe hin" (!!). Das Gegenstück dazu soll sich bei der Chenopodiacee *Physogeton* finden, deren Konnektiv während des Blühens zu einer kleinen gefärbten Blase anschwillt, die nach ihrer Ausfüllung nach der äufseren Seite der Blüte hin fällt und dadurch die Antheren der Blütenmitte nähert. Ebenso sonderbar sind auch die Angaben über die Bestäubungseinrichtungen der Orchideen, von denen die Schleudereinrichtungen der Pollinien bei *Mormodes*, *Catasetum* u. a. nach den Beobachtungen von Baillon (Sur le mode de fécondation du Catasetum luridum Lindl. in Bull. Soc. bot. France I, 1863), Menière (Note sur la fécondation des Orchidées. Ibid.) und Darwin erwähnt werden. Als hierhergehöriger Fall wird mitgeteilt, dass „man häufig Pollinien auf den unteren Blättern von *Epipactis* findet" (p. 63), wohin sie sich der Autor geschleudert denkt, da er fortfährt: „Unglücklicherweise für die Bestäubung erreicht die so geschleuderte Anthere selten die Narbe." Von Bewegungen der weiblichen Sexualorgane nennt Fournier u. a. die allmählichen Stellungsänderungen des Griffels von *Clerodendron*, *Methonica superba*, *Lilium superbum*, *Hibiscus*, *Sida americana*, *Passiflora*, *Nigella*, *Turnera*, *Oenothera*, *Epilobium*, einiger *Cereus*, die Reizbewegungen der Narbe von *Mimulus*, *Diplacus*, die Bewegungen der Narbe von *Vanilla*, von der ein nur in ihre Nähe gebrachtes Pollinium „gleichsam verschluckt" wird u. a.

Betreffs der Notwendigkeit der Insektenhilfe bei der Bestäubung wird zunächst Sprengel citiert: „Dieser geduldige Beobachter begab sich einsam auf das Feld, setzte sich zu Füfsen einer Pflanze nieder und erspähte geräuschlos den Augenblick, in dem das Insekt sich auf die Blüte setzte, um deren Nektar zu schlürfen, und sah gleichzeitig dasselbe die Pollenkörner auf das weibliche Organ übertragen" (p. 66) — dieser Satz soll dem französischen Leser eine Vorstellung von dem Inhalt des Sprengelschen Werks geben! — Dann wird auf Darwin's Beobachtungen an Orchideen hingewiesen, zugleich aber auch eine Bemerkung Hofmeister's an *Orchis Morio* citiert, die für Selbstbestäubung dieser Pflanze spricht; genannter Forscher hatte nämlich an Exemplaren, die unter Glasglocken in sehr feuchter Luft wuchsen, gesehen, dass der Pollen schon in der eben geöffneten Anthere

Schläuche bis zur Narbe trieb. Nur für getrenntgeschlechtige Orchideen ist daher nach Fournier die Insektenhilfe für die Bestäubung absolut notwendig, sonst ist sie nur „äufserst nützlich“ (p. 68). Der Thätigkeit der Insekten wird von Fournier die der Honigvögel und Kolibris an die Seite gestellt, wofür er als Beispiel den Besuch von *Parus ater* an den Blüten von *Agave americana* (nach Labillardière) angiebt.

Eingehendere Betrachtungen widmet der Autor den die Bestäubung verhindernden Faktoren, wie besonders der Einwirkung des Wassers auf die Geschlechtsorgane, und fasst gewisse Einrichtungen der Blumen, wie das nächtliche Schliefsen der Krone, das Nickendwerden derselben durch Krümmung der Blütenstiele u. a. bereits als Schutzvorkehrungen gegen die Benetzung des Pollens durch Wasser auf. Die Wasserpflanzen teilt Fournier nach ihrer Bestäubungseinrichtung in solche, bei denen die Blüten untergetaucht bleiben, und die Bestäubung innerhalb eines im Innern der Krone eingeschlossenen, kleinen Luftraums stattfindet (wie bei den untergetaucht bleibenden Blüten von *Ranunculus aquatilis*, *Alisma natans*, *Illecebrum* u. a.), ferner in die Gruppe derer, die ihre Blüten an die Wasseroberfläche legen oder sie über dieselbe erheben (*Lemna*, *Nymphaea*, *Trapa*, *Limnanthemum*, *Stratiotes*, *Potamogeton* u. a.) und endlich diejenigen, bei denen Ablösungsvorrichtungen zum freien Schwimmen auf der Wasseroberfläche vorhanden sind wie bei Hydrilleen und den männlichen Individuen von *Vallisneria*. Über den von Micheli (Nova genera 1729) zuerst beschriebenen Bestäubungsvorgang letzterer Pflanze werden einige abweichende Angaben von Duchartre, P. Barbieri und Meyen, sowie bestätigende Beobachtungen von Moquin-Tandon und Chatin mitgeteilt; letzterer Forscher stellte auch fest, dass die Einrollung des weiblichen Blütenstiels nicht von dem Eintritt der Befruchtung abhängt. Von anderen diöcischen Wasserpflanzen, deren männliche Blüten sich loslösen, werden *Vallisneria alternifolia* Roxb. (nach R. Wight), *Hydrilla ovalifolia* L. C. Rich. (nach Roxburgh) und *Elodea canadensis* Mchx. (nach Nuttall) genannt. Als eine zukünftige Aufgabe der Forschung erscheint die Aufklärung der Bestäubungseinrichtungen bei *Thalassia*, *Cymodocea* und anderen auf dem Meeresgrunde befestigt lebenden Arten.

Nachdem Fournier im folgenden Abschnitt seiner Schrift die anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von

Schacht, Radlkofer, Hofmeister, Tulasne u. a. über den Befruchtungsvorgang besprochen und einen Blick auf die Begleiterscheinungen und Folgewirkungen der Befruchtung geworfen hat, wendet er sich im 7. Kapitel der Kreuzbefruchtung zu, indem er anerkennt, dass die Bestäubung bei hermaphroditen Blüten nicht nur zwischen den Organen derselben Blüte, sondern auch zwischen verschiedenen Blüten desselben Individuums stattfinden kann. Letzterer Fall ist seiner Ansicht nach zuerst von De Candolle in dessen Physiologie végétale z. B. für Kompositen, Kampanulaceen und Dipsaceen richtig erkannt worden, der übrigens nicht verfehlt, hierbei auf Sprengel's Dichogamen hinzuweisen, bei denen sich die beiden Geschlechter ungleichzeitig entwickeln. Auch Lecoq (De la fécondation naturelle et artificielle des végétaux etc. 2. édit. Paris 1862) bezeichnete als „indirekte Bestäubung" den Fall, in dem eine Zwitterblüte durch den Pollen einer andern Blüte bestäubt wird, was sowohl durch eine besondere Stellung der Geschlechtsorgane als durch deren ungleichzeitige Entwickelung bedingt sein kann. Als Beispiel für eine Bestäubung ersterer Art nennt Fournier die Gräser, bei denen die Staubgefäſse der zuerst sich öffnenden Blüte derart herunterhängen, dass direkte Bestäubung sehr erschwert ist, und daher in der Regel die darüber stehende, zunächst sich öffnende Blüte den Pollen liefert. Als Beispiele für Dichogamie werden (nach Lecoq) *Pelargonium*, *Aconitum*, *Silene*, *Lychnis*, *Althaea*, *Evonymus*, *Sedum*, *Sempervivum*, *Saxifraga*, *Celosia* und nach Fournier's eigenen Beobachtungen *Veronica spicata* genannt; die Blüten ihrer Infloresceuz öffnen sich in basifugaler Folge; einen Tag nach dem Öffnen stäuben die Stamina, und erst am dritten bis vierten Tage verlängert sich der Griffel, erhebt seine Narbenpapillen und stellt sich meist derart, dass die Narbe zwischen die Staubgefäſse der nächsthöheren Blüte zu liegen kommt und von deren Pollen bestäubt wird. Auch werden die *Veronica*-Arten [mit ährenförmigem Blütenstand nach Lecoq häufig von Insekten besucht. Die indirekte Bestäubung muss ferner bei allen monöcischen Pflanzen eintreten, bei denen die männlichen Blüten entweder oberhalb oder unterhalb der weiblichen stehen. Letzteres ist z. B. in den Köpfchen von *Poterium* der Fall, deren weibliche Blüten daher nur durch die männlichen Blüten eines höherstehenden Köpfchens bestäubt werden können. Etwas anders liegt die Sache (nach Weddell) bei *Cynomorium*, wo das Pistill der weiblichen Blüte bereits verwelkt ist, wenn

die Antheren einer Infloresceuz auszustäuben beginnen. Auch bei *Cucurbita Pepo* öffnen sich nach Lecoq die männlichen und weiblichen Blüten nicht gleichzeitig. Die Insektenhilfe bezeichnet Fournier in allen den zuletzt angeführten Fällen als „aufserordentlich nützlich".

Dass die Bestäubung auch zwischen verschiedenen Individuen von Zwitterpflanzen von Nutzen sein kann, wird nach den Versuchsergebnissen Darwin's über die lang- und kurzgriffligen Primula-Arten von Fournier nicht bezweifelt. Es giebt ihm dies Gelegenheit, sich am Schluss seiner Schrift über zwei damals im Vordergrunde des Interesses stehende Tagesfragen (s. oben pag. 90—95), nämlich über die sexuellen Eigenschaften der Bastarde und über die Parthenogenesis der Pflanzen zu äufsern.

Aus dem Inhalt der Fournier'schen Schrift lässt sich leicht ein Schluss darauf ziehen, inwieweit die neuen Untersuchungen Darwin's auf die zu Anfang der sechsziger Jahre herrschende Forschungsrichtung der Botanik Einfluss zu gewinnen vermocht hatten. Noch hielt man vielfach an dem von Linné ererbten Dogma von der Präpotenz der Selbstbestäubung bei zwitterblütigen Pflanzen fest. Unter dem Einfluss dieses Dogmas sahen wir Fournier z. B. bei Erklärung der Blüteneinrichtungen von Kompositen und von *Salvia* in die sonderbarsten Irrtümer verfallen. Andrerseits giebt dieser Autor, obgleich offenbar widerstrebend, die vorteilhafte Wirkung der Insektenhilfe auf die Blumenbestäubung zu, ohne allerdings den umfangreichen, zu physiologischen Gesetzen in innigster Beziehung stehenden Geltungsbereich dieses Faktors auch nur zu ahnen. Wir werden mit der Annahme wohl nicht fehlgreifen, dass dieser Standpunkt Fournier's auch aufserhalb Frankreichs von hervorragenden Botanikern jener Zeit geteilt wurde.

2. Ergänzende Einzelforschungen (1863—1867).

Durch Darwin's blütenbiologische Schriften der Jahre 1859 bis 1862 wurden auch andere Forscher zur Mitarbeit auf dem bisher so vernachlässigten Gebiete angeregt. Darwin selbst setzte zunächst seine Beobachtungen über die mehrgestaltigen Blüten bei Pflanzen der nämlichen Art fort und behandelte sowohl den Dimorphismus der Gattung *Linum* (On the Existence of two Forms and on the Reciprocal Sexual Relations in several Species of the

Genus Linum. Journ. Linn. Soc. Bot. Vol. VII, 1863), der bereits von Vaucher, Koch u. a. bemerkt worden war, als auch den Trimorphismus von *Lythrum Salicaria* (On the Sexual Relations of the three forms of Lythrum Salicaria. Journ. Linn. Soc. Bot. Vol. VIII, 1865), auf welchen Wirtgen (1847) und Alefeld (Über Triöcie und Trimorphie. Bot. Zeit. 1863, p. 417) aufmerksam gemacht hatten. Letzterer zählte (vergl. Bot. Zeit. 1863, p. 281) gegen dreifsig dimorphe Arten von *Linum* auf, von denen die Mehrzahl die alte Welt bewohnen, während die Spezies Amerikas und des Kaplandes sich nach ihm durch monomorphe Blüten auszeichnen sollen. Bei der Beschreibung der drei Blütenformen von *Lythrum Salicaria* giebt Alefeld (a. a. O.) auch eine historisch interessante Übersicht über die damals (1863) bekannten Formen der Geschlechterverteilung im Pflanzenreich, von denen er folgende aufzählt: 1. Triöcie (z. B. bei *Fraxinus excelsior*), 2. Triökotrimorphie (bei *Lythrum Salicaria*). 3. Diöcie. 4. Diökodimorphie (z. B. bei Arten von *Linum*). 5. Monöcie. 6. Monökodimorphie (z. B. bei *Viola*, *Calendula*). 7. Superfluie (zwittrige und weibliche Blüten auf einer Pflanze z. B. bei *Tanacetum*). 8. Frustranie (zwittrige und geschlechtslose Blüten auf einer Pflanze z. B. bei *Centaurea*). 9. Diplantherie (zwittrige und männliche Blüten auf einer Pflanze, z. B. bei *Vaillantia*). 10. Homomorphie (mit lauter gleichgestalteten Zwitterblüten, wie bei der Mehrzahl der Phanerogamen). Über die biologische Bedeutung der Ungleichgriffligkeit gaben zuerst Darwin's Bestäubungs- und Kulturversuche bedeutsame Aufschlüsse. An mehreren Arten von *Linum* (*L. grandiflorum*, *perenne* u. a.) setzte er fest, dass auch bei ihnen die ungleichartigen („heteromorphen") Verbindungen einen viel reichlicheren Samenertrag liefern, als die gleichartigen; der Selbstbestäubung überlassen, erwiesen sich die kurzgriffligen Exemplare etwas fruchtbarer als die langgriffligen, die in diesem Fall beinahe unfruchtbar erschienen. Bei *Lythrum Salicaria* müssen die bei dieser Art vorhandenen dreierlei Blütenformen, die als lang-, mittel- und kurzgrifflig unterschieden werden, in der Weise zusammenwirken, dass die längsten Staubgefäfse auch den Pollen für das längste Pistill, die mittellangen für das mittlere und die kürzesten für das kürzeste Pistill liefern, wenn möglichst erfolgreiche Befruchtung eintreten soll. Von derartigen Verbindungen zwischen Pistillen und Staubgefäfsen gleicher Länge, die allein völlig fruchtbar sind, giebt es sechs (legitime) Kombinationen,

während die aufserdem noch möglichen zwölf (illegitimen) Verbindungen um so weniger fruchtbar sind, je gröfser die Ungleichheit in der Länge des Pistills und der Staubgefäfse bei den gekreuzten Exemplaren ist. Denselben Trimorphismus fand Darwin bei *Lythrum Graefferi* und *Neesaea verticillata*; *Lythrum thymifolia* erwies sich dagegen wie *Primula* dimorph.

Ähnliche Beobachtungen und Experimente wie Darwin führte in den Jahren 1863 und 1864 auch F. Hildebrand an *Primula sinensis*, *Pulmonaria officinalis* und *Linum perenne* durch und machte von denselben in der botanischen Zeitung (Experimente über den Dimorphismus von Linum perenne und Primula sinensis. 1864, p. 1—5) Mitteilung. Er konnte die Ergebnisse Darwin's nicht nur bestätigen, sondern ermittelte bei *Primula sinensis* auch die wichtige Thatsache, dass bei Befruchtung einer Blüte mit ihrem eigenen Pollen die spärlichste Samenbildung eintritt, so dass sich eine Stufenleiter der Fruchtbarkeit aufstellen lässt, wobei die Kreuzung der ungleichen Formen obenan steht, die Kreuzung der gleichen Formen die Mitte hält und die Selbstbefruchtung die unterste Stufe bildet. Aufserdem zeigten sich die Nachkommen der langgriffligen Form bei homomorpher Bestäubung vorwiegend wieder langgrifflig, desgleichen die von kurzgriffligen Exemplaren unter ähnlichen Umständen kurzgrifflig, während bei heteromorpher Verbindung unter den Nachkommen die beiderlei Formen in ungefähr gleicher Zahl auftraten.

Hildebrand setzte seine Mitteilungen im folgenden Jahre (Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus. Bot. Zeit. 1865, p. 1—6, 11—15) fort und zog zum ersten Male auch einige dichogame Pflanzen, wie *Geranium pratense* und *Digitalis purpurea* in den Kreis der Beobachtung. Dies war um so erwünschter, als Gärtner (vergl. oben p. 79) das von Sprengel bereits richtig aufgefasste Wesen der Dichogamie verkannt und daher auch eine experimentelle Prüfung der dabei mafsgebenden Verhältnisse unterlassen hatte. Hildebrand bewies nun durch direkte Versuche, dass die im s. g. männlichen Zustand befindlichen Blüten von *Geranium pratense* in der That, wie es Sprengel angenommen hatte, eine nicht konzeptionsfähige Narbe besitzen. Aufserdem zeigte sich, dass in diesem Fall der eigene Pollen durchaus nicht unwirksam ist, indem nach Bestäubung einer soeben geöffneten Narbe mit dem Pollen derselben Blüte mehrere reife Samen zur Ausbildung gelangten. Eine nähere Vergleichung der aus Selbst-

bestäubung mit eigenem Pollen und aus Kreuzung verschiedener Individuen entstandenen Nachkommenschaft wurde allerdings nicht vorgenommen. Dagegen wies Hildebrand ausdrücklich darauf hin, dass an freiwachsenden Exemplaren von *Geranium pratense* und *Digitalis purpurea* der Pollen vor dem Eintritt der Narbenreife jedesmal durch Insekten entfernt und dadurch Befruchtung mit eigenem Pollen verhindert wird. Das Verständnis der Dichogamie als eines Mittels für Fremdbestäubung wurde durch diese Beobachtungen wesentlich gefördert und zugleich eine Unterscheidung zwischen dieser Einrichtung und der Heterostylie gewonnen, indem bei ersterer (wenigstens bei *Geranium pratense*) der eigene Pollen sich fruchtbar erweisen kann, während er bei heterostylen Pflanzen in der Regel einen geringeren Grad von Befruchtungsvermögen hat. In letzterer Beziehung fand Hildebrand bei *Pulmonaria officinalis*, dass die Bestäubung sowohl der langgriffligen, als der kurzgriffligen Form mit eigenen Pollen vollkommen erfolglos bleibt; Darwin erhielt in gleichem Falle (bei der langgriffligen Form) allerdings einige spärliche Samen.

Die Untersuchungen Darwin's über die heterostylen Primeln wurden durch J. Scott (Observations on the Functions and Structure of the Reproductive Organs in the Primulaceae. Journ. Linn. Soc. Vol. VIII, 1865) ergänzt, der 36 Arten von *Primula* als unzweifelhaft dimorph und 6 (*P. elata*, *longiflora*, *mollis*, *scotica*, *sibirica* und *verticillata*) als monomorph nachwies; von 13 anderen Spezies beobachtete er entweder nur die langgrifflige oder die kurzgrifflige Form. Als dimorphe Primulacee erkannte er auch *Gregoria Vitaliana*, während *Cortusa*, *Dodecatheon* und *Soldanella* nur eingestaltig auftreten. Der Samenertrag bei heteromorphen Verbindungen verhielt sich zu dem von homomorphen nach den Kulturergebnissen Scott's wie 100 zu 24; unter Umständen erzielte er bei Kreuzung verschiedener Arten mehr Samen als bei homomorphen Verbindungen der gleichen Art. Bemerkenswert ist bei manchen Spezies (*P. Auricula*, *veris*, *sinensis* und *farinosa*) auch das Vorkommen von Formen, deren Geschlechtsorgane von gleicher Länge sind; dieselben sind in manchen Fällen (z. B. bei *P. Auricula*) bei Bestäubung mit eigenem Pollen fruchtbarer, in anderen Fällen (bei *P. farinosa*) viel unfruchtbarer, als es bei homomorpher Verbindung verschiedener Individuen vorkommt. Eine Art, die im Übergang von Homomorphie zu Dimorphie begriffen zu sein scheint, glaubte Scott in *P. verticillata* zu finden, die selbststeril

ist, aber mit dem Pollen anderer Exemplare zahlreiche Samen liefert; auch kommen von ihr neben zahlreichen nicht dimorphen Exemplaren hin und wieder solche vor, deren Griffel etwas kürzer oder länger als die Staubgefäfse ist. Eine andere, nicht dimorphe Art, *P. scotica*, ist zwar mit eigenem Pollen fruchtbar, wird aber bei Insektenabschluss wegen des zusammenhängenden Pollens nur in schwachem Grade bestäubt. Alle diese von Scott und Darwin ermittelten Thatsachen liefsen eine überraschende Mannigfaltigkeit von Kombinationen hervortreten, die bei Homo- oder Dimorphie in Bezug auf Sterilität oder Fruchtbarkeit der möglichen Verbindungen existieren. Scott fand auch bei Arten von *Passiflora*, *Disemma* und *Saxonia* (Journ. of the Linn. Soc. Bot. Vol. VIII, 1865) Selbststerilität mit eigenem Pollen, der sich jedoch auf der Narbe anderer Arten wirksam erwies.

Der Unterschied in der Griffel- und Staubgefäfslänge bei der Gattung *Oxalis* war den älteren Beobachtern zwar mehrfach aufgefallen, wurde aber in unrichtiger Weise, z. B. von Lindley als Diöcie aufgefasst oder z. B. von Jacquin zur Trennung der ungleichen Formen als Arten benutzt. Dies veranlasste Hildebrand (Über den Trimorphismus der Blüten in der Gattung Oxalis. Monatsb. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1866) zu einer genauen Durchmusterung der beschriebenen Oxalisspezies auf ihre Griffellänge, und er konnte eine ganze Reihe von Arten Jacquin's*) nachweisen, deren Unterscheidung sich nur auf verschiedene Griffellänge begründete. Im Ganzen erwiesen sich 20 Oxalis-Arten als sicher trimorph, bei 51 weiteren Arten wurden nur 2 Formen (nämlich mit langem und kurzem, mit langem und mittlerem oder endlich mit mittlerem und kurzem Griffel) konstatiert; aber der Umstand, dass dieselben immer zwei Formen der trimorphen Arten entsprachen, machte auch bei ihnen die Existenz der dritten Form in hohem Grade wahrscheinlich. Bei Monomorphie zeigt sich der Griffel entweder den kurzen Staubgefäfsen (bei *O. sensitiva*) oder den längeren Staubgefäfsen (bei *O. corniculata*, *micrantha* u. a.) an Länge gleich. Bei *O. stricta* berührt die Narbe entweder die oberen Antheren oder steht dicht über ihnen; ausserdem kommen ganz vereinzelt lang- und kurzgrifflige Exemplare vor. Letzt-

*) Die notwendige Zusammenziehung dieser Arten war auch bereits in der Flora Capensis von Harvey und Sonder Vol. I vorgenommen, doch hatte Hildebrand dieses Werk erst nach seiner Entdeckung des Sachverhalts zu Rate gezogen.

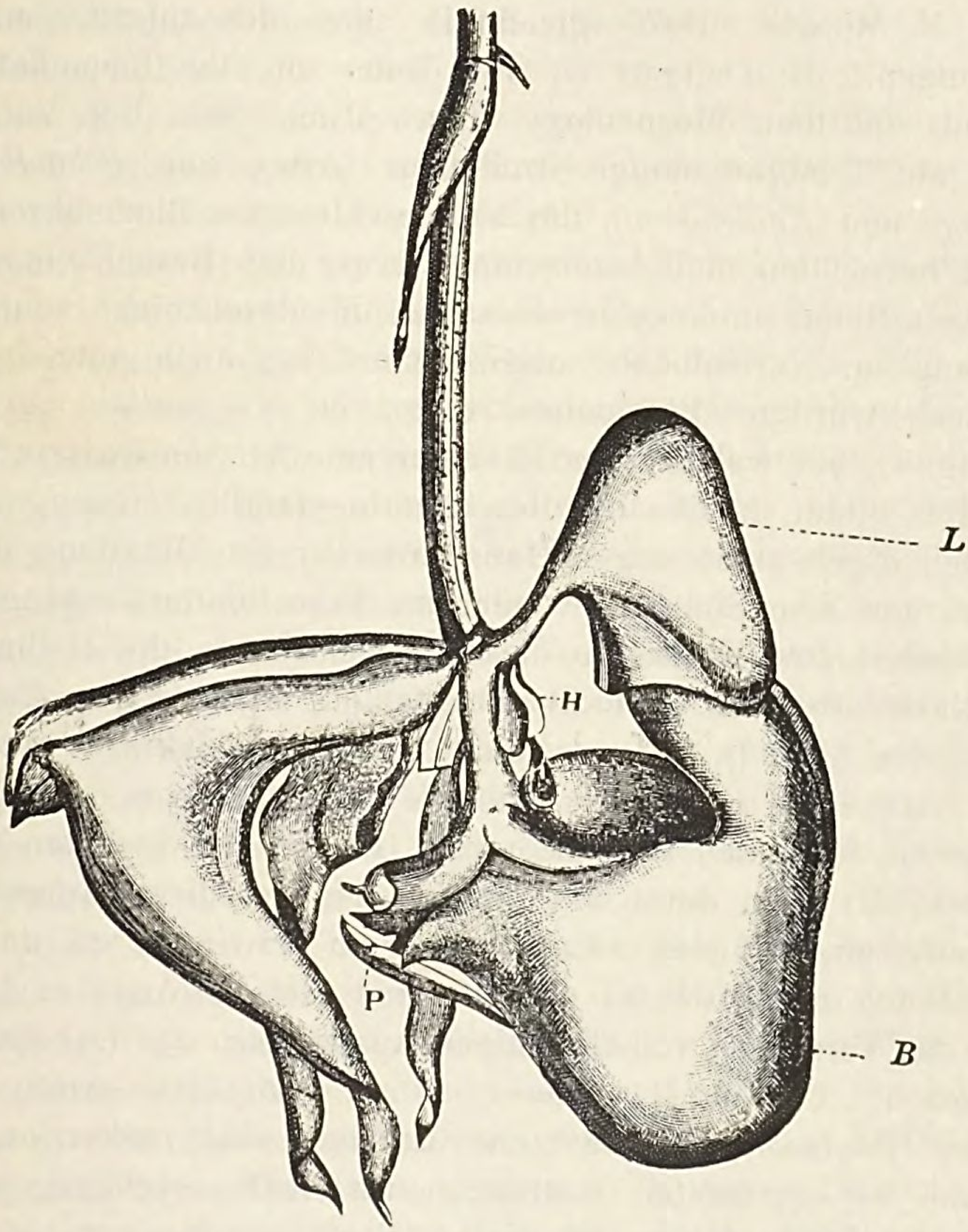
genannte Art bildete bei Selbstbestäubung zahlreiche Samen aus. Weitere Bestäubungsversuche wurden durch den Umstand erschwert, dass die in botanischen Gärten kultivierten Exemplare ausländischer Oxalis-Arten, die ohne Zweifel auf ungeschlechtlichem Wege aus einigen wenigen, zuerst nach Europa gebrachten Individuen entstanden sind, immer nur eine einzige Blütenform darboten, so dass Kreuzungen zwischen ungleichgriffligen Exemplaren nicht möglich waren. Jedoch liefs sich z. B. an der langgriffligen Form von *Oxalis rosea* Jacq. feststellen, dass die Bestäubung mit Pollen aus den oberen Staubgefäfsen anderer Blüten den höchsten Samenertrag lieferte, während eine bedeutend geringere Zahl von Samen bei Bestäubung mit den unteren Antheren fremder Blüten entstand. Desgleichen war die Selbstbestäubung aus den oberen Antheren der eigenen Blüte erfolgreicher als die aus den unteren Beuteln. Die Pollenkörner in beiden Arten von Antheren haben nämlich wie bei *Lythrum Salicaria* einen verschiedenen Durchmesser, indem die der unteren Beutel etwas kleiner sind. Auf Grund dieser Ergebnisse vermutete Hildebrand (a. a. O., p. 373), „dass die drei Formen der *Oxalis*-Arten geschlechtlich ganz in demselben Verhältnis stehen wie die drei Formen von *Lythrum Salicaria*." Die Nachkommen aus homomorphen Verbindungen der langgriffligen Form von *Oxalis rosea* fielen übrigens wie bei *Primula sinensis* durchweg wieder langgrifflig aus.

Die Erfahrungen über den Blütenpolymorphismus wurden gleichzeitig auch durch M. Kuhn (Bot. Zeit. 1866, p. 201—203) erweitert, der in einem gegen Alefeld gerichteten Aufsatze über *Cosmiusa*, *Kittelocharis* und *Gynatrix* einige Irrtümer des genannten Autors (s. oben) über die Verbreitung der dimorphen und monomorphen *Linum*-Arten berichtigte. Im folgenden Jahre veröffentlichte Kuhn (Einige Bemerkungen über Vandellia und den Blütenpolymorphismus. Bot. Zeit. 1867, p. 65—67) nach gründlicher Untersuchung zahlreicher Pflanzenfamilien eine Zusammenstellung sämtlicher ihm bekannt gewordener Gattungen mit heterostylen Arten, darunter zahlreiche neue Fälle, wie z. B. von Primulaceen *Dionysia*, von Borragineen *Amsinckia* und *Arnebia*, von Gentianeen *Hockinia* und *Limnanthemum*, von Rubiaceen *Knoxia*, *Chasalia*, *Mitchella*, *Hedyotis*, *Ophiorrhiza*, *Cinchona*, *Luculia* u. a., von Linaceen *Reinwardtia*, *Hugonia* und *Roucheria* (trimorph), von Lythraceen *Pemphis* (dimorph) und *Lagerstroemia* (trimorph). Gleichzeitig verzeichnete er 44 Gattungen, bei denen

Selbstbestäubung in vollkommen geschlossener Korolle vorkommt und belegte diesen bisher als Monökodimorphie bezeichneten Fall mit dem passenderen Ausdruck: Kleistogamismus, den er speziell für die Scrophulariacee *Vandellia sessiliflora* Benth. mit der offenblütigen Form *V. nummularifolia* Don. nachwies. Die kleistogamen Blüten von *Leersia oryzoides* (*Oryza clandestina* A. Br.) wurden zuerst von Duval-Jouve (Sur la floraison et la fructification du Leersia oryzoides. Bull. d. l. soc. bot. de France, 1863, No. 4) und die von *Lamium amplexicaule* durch J. Walz (Bot. Zeit. 1864, p. 145, 146) genauer untersucht; bei letzterer Pflanze treiben die Pollenkörner der kleistogamen Blüten ihre Schläuche entweder durch die geschlossene Antherenwand, oder letztere öffnet sich wie bei den offenen Blüten mit einem Riss, so dass die Pollenzellen in gewöhnlicher Weise die Narbe zu bestäuben vermögen.

Während die bisher aus den Jahren 1862—1867 erwähnten Arbeiten sich mit Blüteneinrichtungen wie Dichogamie, Heterostylie und Kleistogamie beschäftigen, die bei Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen auftreten und aus diesem Grunde als allgemeine Einrichtungen zusammengefasst werden können, richtete sich eine zweite Reihe von Untersuchungen dieses Zeitraums auf specielle Strukturverhältnisse, welche die Blüten bestimmter Familien, Gattungen oder Arten auszeichnen. Darwin's Abhandlungen über die Blüten der Papilionaceen und Orchideen waren in dieser Richtung vorzugsweise bahnbrechend. Einer der ersten Forscher, der auf diesem Gebiete den Spuren Darwin's folgte, war der ausgezeichnete Kenner der nordamerikanischen Flora, Asa Gray, der u. a. (Enumeration of Plants in the Rocky Mountains in: Americ. Journ. of Scienc. Ser. II., Vol. XXXIV, 1862) die amerikanischen Arten von *Platanthera* auf ihre Bestäubungseinrichtungen untersuchte und dieselben im Wesentlichen mit denen der britischen Flora übereinstimmend fand; nur bei *Pl. Hookeri* wies er (Review of Darwin's Fertilisation of Orchids a. a. O.) eine Strukturabweichung nach, die auf rechts- oder linksseitige Ausbeutung der Blüte durch Falter berechnet ist. Bei *P. hyperborea* kommt Selbstbestäubung vor, während die nahverwandte *P. dilatata* der Insektenhilfe zur Bestäubung bedarf. Für *Gymnadenia tridentata* stellte Asa Gray ebenfalls Autogamie fest und bestätigte für *Goodyera repens*, sowie die amerikanischen Arten von *Spiranthes* die Angaben Darwin's, dessen Schriften er

auch in der Folgezeit fortgesetzt für die amerikanischen Leser erläuterte und mit wertvollen Ergänzungen versah. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Orchideenbestäubung lieferte Anderson*)



Figur 4.

Blüte von *Coryanthes* (nach Darwin).

Bedeutung der Buchstaben: *L* Labellum (Lippe), *B* Eimer des Labellum, *H* Flüssigkeit absondernde Anhänge, *P* Ausgussmündung des Eimers, über dem sich die Geschlechtssäule mit Anthere und Stigma befindet.

(1863), der bei *Dendrobium cretaceum* und einigen *Epidendreen* Selbstbefruchtung beobachtete, desgleichen P. H. Gosse (1863) über einen ähnlichen Fall, J. H. Scudder (1863) über die mit

*) Die hier folgenden Angaben sind gröſstenteils der zweiten Bearbeitung von Darwin's Orchideenwerk vom Jahre 1877 entnommen.

einer Einzelblüte ausgestattete und allogam eingerichtete *Pogonia ophioglossoides*, R. Trimen (1863) über die durch enorme Pollinien ausgezeichnete *Bonatea speciosa* des Kaplandes, sowie die zu einseitiger Ausbeutung eingerichtete Blüte von *Disa grandiflora*, endlich J. P. M. Weale (1867) gleichfalls über die zuletzt genannten Gattungen. H. Crüger (A few Notes on the Fecundation of Orchids and their Morphology. Journ. Linn. Soc. Bot. Vol. VIII.) fand auf Trinidad einige Orchideen (Arten von *Schomburgkia*, *Cattleya* und *Epidendron*), die bei geschlossener Blumenkrone sich selbst befruchten, und beobachtete ferner den Besuch einer langrüssligen Biene an *Gongora maculata*, die durch einen sehr engen Eingang zur Narbenhöhle ausgezeichnet ist; auch untersuchte er die merkwürdige Blüteneinrichtung von *Coryanthes macrantha* (s. Fig. 4), bei welcher das Labellum eine Art von wassererfülltem Behälter bildet, in den die Besucher hineinfallen müssen, worauf sie sich durch einen engen Gang zwischen der Mündung des Labellum und dem Säulchen wieder ins Freie hindurchzwängen und bei wiederholtem Passieren dieser hohlen Gasse die Pollinien an der Narbe absetzen. Die Beobachtungen Crügers an *Catasetum* sind schon oben (p. 100) erwähnt. Derselbe beschrieb auch das nach Art einer Fischreuse gebaute Labellum von *Selenipedium palmatum*, in dessen trichterförmige Öffnung die Insekten hineingeraten, um dann durch eine zweite, den Geschlechtsapparat enthaltende, enge Öffnung einen Ausweg zu erzwingen und dabei die Bestäubung zu vollziehen. Wichtig sind auch die Angaben Crügers über das Verzehren von fleischigen Auswüchsen am Labellum von *Catasetum*, *Coryanthes*, *Gongora* und *Stanhopea*-Arten durch Bienen (*Euglossa*), da sonst das Auftreten eines nektarlosen Labellums bei genannten Gattungen rätselhaft erscheinen würde. J. Scott (1864) führte künstliche Bestäubungen von *Acropera*-Arten aus und stellte u. a. die Reichlichkeit der Samenbildung bei dieser Orchidee fest (eine Kapsel enthält nach seiner Angabe über 370 000 Samenkörner). Von *Oncidium sphacelatum* bestäubte Scott einige hundert Blüten mit eigenem Pollen und fand absolute Impotenz in diesem Falle, während der gleiche Blütenstaub zwei andere Oncidium-Arten vollständig befruchtete, und auch die Narbe der erstgenannten Species durch Pollen von *Oncidium divaricatum* erfolgreich bestäubt werden konnte. J. T. Moggridge (1865) beobachtete in Südeuropa zwei in ihren Bestäubungseinrichtungen verschiedene Rassen von *Ophrys scolopax* Cav., von denen die

eine, bei Mentone wachsende Form immer nur durch Insekten befruchtet wird, während bei der zweiten, in der Umgebung von Cannes vorkommenden Varietät infolge einer abweichenden Bildung der Antherenfächer die Pollenmassen von selbst aus den Fächern fallen und die Narbe bestreichen. Nach genanntem Botaniker bilden übrigens die in Norditalien einheimischen *Ophrys apifera, aranifera, arachnites* und *scolopax* eine zusammenhängende Gruppe, die er wegen des Vorhandenseins verbindender Zwischenglieder als eine einzige Art (*O. insectifera L.*) auffasst.

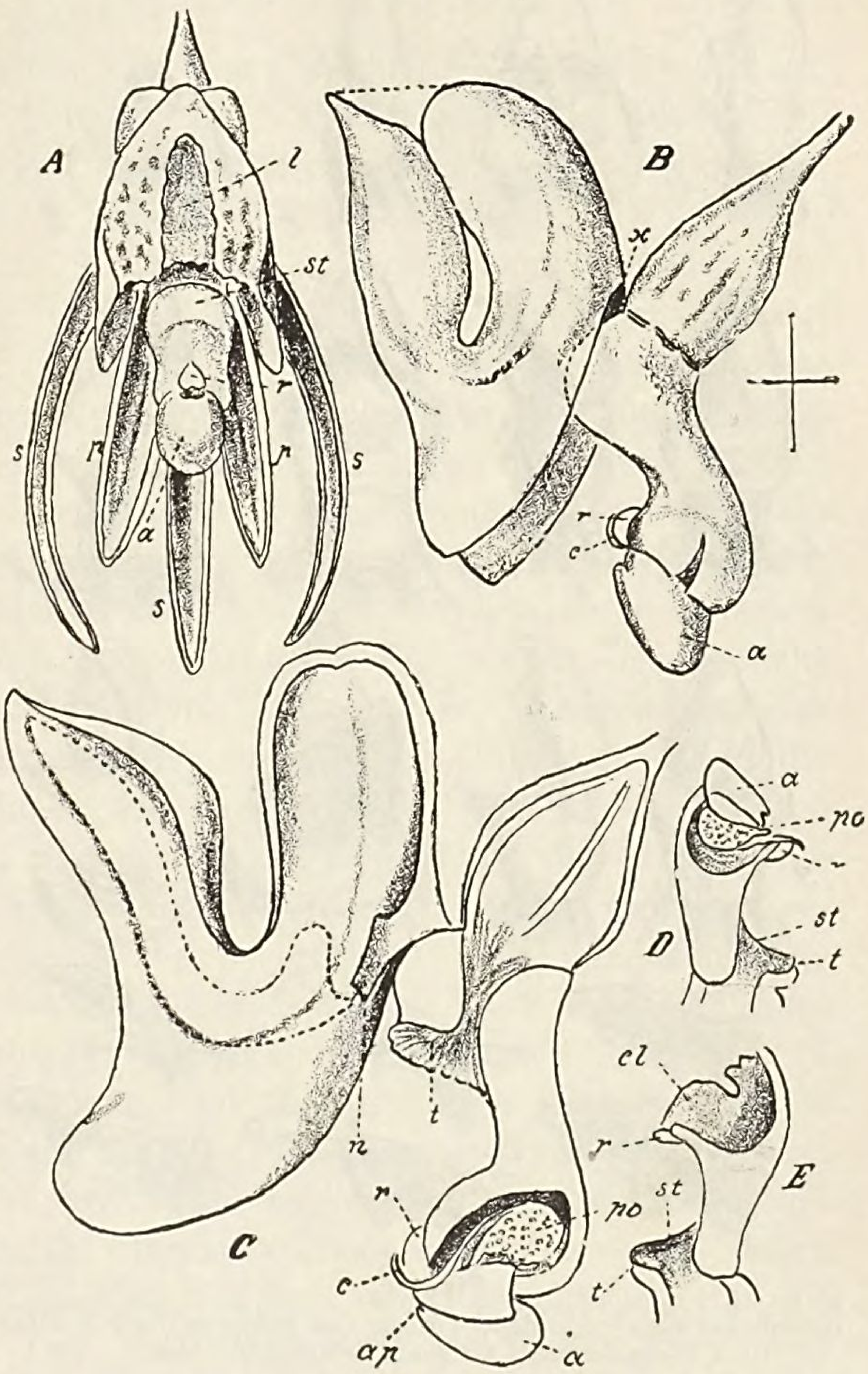
Auch F. Hildebrand richtete seine Aufmerksamkeit auf die Orchideen (Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollens, Bot. Zeit. 1863, p. 329—333; 337—345) und suchte bei seinen Bestäubungsversuchen die Zeit genau festzustellen, die zwischen der Narbenbelegung und dem ersten Beginn der Embryobildung innerhalb der Samenanlagen verstreicht; gleichzeitig fasste er den Entwickelungszustand der letzteren an der unbestäubten Blüte ins Auge. Es ergab sich dabei das wichtige Resultat, dass die Wirkung des Pollens bei den Orchideen insofern eine doppelte ist, als die Bestäubung zunächst nur das Anschwellen des Fruchtknotens und die Ausbildung der unentwickelten oder unter Umständen noch gar nicht angelegten Samenknospen zur Folge hat, und dass erst nach einer Zwischenzeit verschieden langer Dauer — z. B. von einer Woche bei *Neottia nidus avis* u. a., von 2 Monaten bei *Eria stellata*, von 4 Monaten bei *Dendrobium nobile* — die Anlegung der Pollenschläuche an die nun ausgebildeten Embryosäcke erfolgt. Die Vergröfserung des Ovariums und das Heranwachsen der Samenanlagen wird in diesem Fall keineswegs durch das s. g. Fruchtungsvermögen (im Sinne Gärtner's, s. oben S. 78) hervorgerufen, denn ohne vorangehende Bestäubung trat dies Auswachsen überhaupt nicht ein. Die Blüten erhielten sich in unbestäubtem Zustande viel länger frisch, als nach Belegung der Narbe mit Pollen; so verschrumpften z. B. bei *Dendrobium nobile* in ersterem Fall die Blüten erst nach 20—30 Tagen, während nach erfolgter Bestäubung das erste Anzeichen des Welkens schon nach 2 Tagen und völliges Vertrocknen der Blütenblätter nach 9 Tagen eintrat. Der hierin sich zeigende Einfluss des Pollens auf die vegetativen Wachstumsvorgänge der Fruchtknotenwand, sowie der Placenten und Samenanlagen findet ein Analogon in der direkten Wirkung hybriden Pollens auf die Beschaffenheit der durch ihn erzeugten

Frucht*). Hildebrand stellte später auch Bastardierungsversuche mit Orchideen (Bot. Zeit. 1865, p. 245—249) an, bei denen ebenfalls jene doppelte Wirkung des Pollens zu Tage trat. Aufserdem zeigte sich, dass bei Belegung der Narbe mit fremdem Pollen in allen Fällen Schläuche getrieben wurden, die bei den verschiedenen Orchideen unabhängig von der systematischen Stellung der betreffenden Arten eine sehr ungleiche Einwirkung auf die Samenanlagen der Mutterpflanze zur Folge hatten. So trat z. B. nach Bestäubung von *Cypripedium Calceolus* mit Pollen von *Orchis mascula* eine Fortbildung der Ovula bis zur Bildung der Keimkörperchen ein, während bei Kreuzung zwischen nahverwandten Arten wie *Orchis mascula* und *morio* nur eine geringfügige Einwirkung des fremden Pollens zu bemerken war; die Kreuzung von *Orchis militaris* und *O. mascula* führte jedoch zur Bildung eines vollständigen Embryo. Der Erfolg der Kreuzung zwischen verschiedenen Orchideenarten, die sogar ungleichen Gattungen angehören können, wird aufserdem durch das Vorkommen wildwachsender Bastarde bewiesen, von denen zur angegebenen Zeit bereits eine gröfsere Anzahl durch Villars, Wedell, Timbal-Lagrave, H. G. Reichenbach und Kerner (Die hybriden Orchideen der österreichischen Flora. Wien, 1865) beschrieben war.

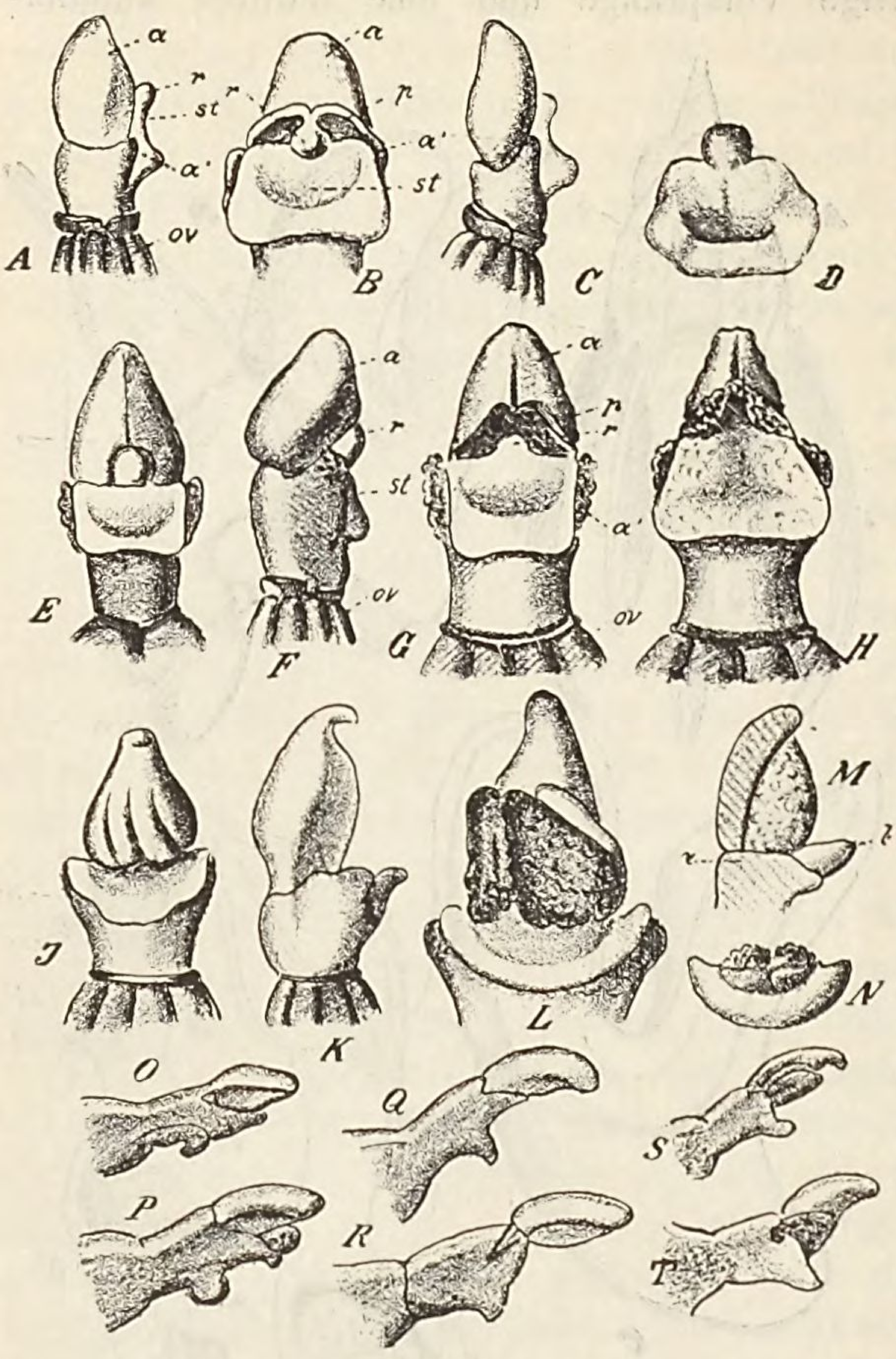
Eine treffliche Monographie von P. Rohrbach (Gekrönte Preisschrift. Göttingen 1866) über das seltene *Epipogium Gmelini* Rich. (= *Epipogon aphyllus* Sw.) (s. Fig. 5), das von Darwin nicht untersucht worden war, beschrieb nicht nur die Einrichtungen der Blüte, sondern schilderte auch eingehend ihre Bestäubung durch *Bombus lucorum*. Das Insekt setzt sich hier nicht, wie bei anderen einheimischen Orchideen auf die Lippe, sondern bei der nach obengekehrten Lage derselben (s. Fig. 5 *B*) auf Sporn und oberen Lippenrand nieder; indem es über die Spitze der Lippe auf diese selbst hinüberklettert, wird es durch dort vor-

*) Die oben erwähnte Bildung von Bastardfrüchten wurde schon von Savi (1816) und Wiegmann (1826) beobachtet. Später wiederholte Darwin (Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation I. p. 509) die Experimente von Savi mit Mais, indem er eine gelb- und eine schwarzsamige Varietät desselben durcheinander säete und dann an den samenreifen Pflanzen in einer und derselben Ähre gelbe, schwarze und gefleckte Körner auftreten sah. Noch beweiskräftigere Beobachtungen wurden von Hildebrand (Bot. Zeit. 1868, p. 325—328) an Mais und Äpfeln, von Fritz Müller an Orchideen (Bot. Zeit. 1868, p. 631) u. a. angestellt.

handene, kammartige Vorsprünge und eine mittlere kahnförmige Vertiefung gezwungen, genau in der Mitte der Lippenplatte hinabzusteigen. Am Grunde des letzteren Teils angelangt, bleibt es mit dem Hinterleib auf diesem sitzen, richtet sich mit dem Kopf nach oben auf, um an der Lippe hängend die Innenseite des Sporns mit dem Saugrüssel zu durchbohren und den in seinen Zellen geborgenen Saft zu gewinnen; letzterer wird besonders in einer nach innen vorspringenden, gelben Leiste (Fig. 5 *C* bei *n*) angesammelt. Beim Verlassen der Blüte ist die Hummel dann genötigt, an der nach unten hängenden Geschlechtssäule herabzuklettern, so dass sie mit dem Kopf notwendig an das Retinaculum (*r*) stoſsen muss. Die Oberhaut desselben platzt schon bei leiser Berührung, wobei der Klebsaft herausfließt, die



Figur 5.
Blüteneinrichtung von *Epipogon* (nach Rohrbach).
A. Blüte in natürlicher Stellung von vorn; *s* äuſseres, *p* inneres Perigonblatt, *l* Lippe, *r* Retinaculum, *a* Anthere, *st* Narbe. — B. Blüte von der Seite nach Entfernung der äuſseren und der beiden inneren schmalen Perigonblätter; auf der den Sporn mit der Lippenspitze verbindenden Linie lassen sich die Insekten nieder; *x* deutet die Lage des Nektariums an, *c* Caudiculus, *r* Retinaculum, *a* Anthere. — C. Längsschnitt einer Blüte; *t* leitendes Zellgewebe, *po* Pollenmasse, *ap* Antherenspitze, *n* Nektarium; übrige Buchstaben wie vorhin. — D. Säulchen und oberster Teil des Ovarium im Längsschnitt $(^{10}/_{1})$. — Dasselbe nach Entfernung der Anthere, *cl* Clinandrium.



Figur 6.

Geschlechtsteile verschiedener Formen von *Epipactis* (nach Müller: Beobachtungen an westfälischen Orchideen).

Es bedeutet *a* die Anthere, *r* das Rostellum, *st* die Narbe, *a'* das Staminodium, *ov* den Fruchtknoten, *p* das Pollinium.

Pollinien (*po*) mit ihren Stielen (*c*) an die Stirn des Tieres befestigt und von letzterem aus der Anthere herausgezogen werden. Da der Klebsaft sehr schnell erhärtet und die Pollinien sich mit ihren Stielen platt auf den Kopf des Insekts legen, so muss letzteres, sobald es beim Besuch einer zweiten Blüte den Kopf nach dem Nektarium aufwärts biegt, mit der Stirn an die klebrige Narbe (Fig. 5 *C* bei *t*) streifen und einen Teil des Pollens an dieselbe abgeben. Die Übertragung des

A bis D. Von *E. latifolia*. *A* Säulchen von der Seite gesehen, aus einer Knospe. *B* Dasselbe nach dem Aufspringen der Anthere (von oben). *C* Dasselbe (von der Seite) aus einer weiter entwickelten Blüte, um die veränderte Stellung der Narbe zu zeigen. *D* Narbe von vorn. — E bis H. Von *E. microphylla*. *E* Säulchen von vorn, aus einer Knospe. *F* Dasselbe von der Seite. *G* Dasselbe nach dem Aufspringen der Anthere, von vorn; der Pollen hat sich über den oberen Rand der Narbe gelegt, das Rostellum freilassend. *H* Dasselbe aus einer älteren Blüte mit stark angeschwollenem Fruchtknoten; Anthere und Rostellum sind eingeschrumpft; der oberste Teil der Narbe wird noch von Pollen derselben Blüte eingenommen, der übrige Teil der Narbe ist frei von Blütenstaub. — J bis N. Von *E. viridiflora*. *J* Säulchen von vorn, aus einer Knospe. *K* Dasselbe von der Seite. *L* Dasselbe nach dem Aufspringen der schiefgestellten Anthere (von vorn); die Pollenmassen liegen auf dem hinteren Teil der Narbe. *M* Längsdurchschnitt durch die Knospe, *a* hinterer Rand der Narbe, der sich nach hinten einrollt, *b* vorspringende Vorderecke der Narbe. *N* Narbe einer geöffneten Blüte von vorn. — O bis T. Längsdurchschnitte des Säulchens. *O* u. *P* von *E. latifolia*, vor und nach dem Aufspringen der Anthere. *Q* u. *R* Übergangsbildung von *E. latifolia* aus einem Exemplar von Driburg mit bereits entleerter Anthere. *S* u. *T* von *E. viridiflora* aus einer jüngeren und einer älteren Blüte.

Pollens von Blüte zu Blüte ist auf diese Weise im Fall von Hummelbesuch vollkommen gesichert.

Durch die Lektüre des Darwin'schen Orchideenwerkes angeregt, begann im Sommer 1867 auch Hermann Müller eingehende Beobachtungen an westfälischen Orchideen (s. Verhandl. des naturh. Vereins d. Preufs. Rheinl. u. Westf. XXV. 1868, p. 1—62) anzustellen. Er fand u. a., dass die als *Epipactis viridiflora* Rchb. (s. Fig. 6 J bis N) bezeichnete Form sich von der nächstverwandten *E. latifolia* (Fig. 6, *A* bis *D*) vorzugsweise durch das Fehlen des Rostellums unterscheidet und für Selbstbestäubung eingerichtet ist, indem bei ihr schon vor dem Öffnen der Blüte die aus ihren Taschen hervortretenden Pollinien direkt auf die Narbe zu liegen kommen und zahlreiche Schläuche in das Gewebe derselben hinabsenden.*) Auch beobachtete er an einem Exemplar der *E. latifolia* von Driburg (Fig. 6, *Q* u. *R*) deutliche Anklänge an das Verhalten von *E. viridiflora.* Während nämlich bei den normalen Exemplaren ersterer Art (Fig. 6, *O* u. *P*) die Antheren soweit hinter der Narbe liegen, dass die aus ihren Taschen tretenden Pollenmassen nur sehr wenig über das Rostellum und den oberen Narbenrand hinausragen, war bei dem genannten Exemplar die Narbe so gestellt, dass mindestens die Hälfte der Anthere oder in einigen Fällen sogar fast die ganze Anthere über den oberen Narbenrand hinausragte. Zwar war in diesem Falle das Rostellum noch funktionsfähig gewesen, da sein klebriger Inhalt nebst den Pollenmassen entfernt worden war; aber der oberste Teil der Narbe zeigte sich doch mit Pollen der eigenen Blüte behaftet. Ihrem übrigen Verhalten nach stellen *E. latifolia* und *viridiflora* nach Müller zwei Formenkreise dar, die in „einem grofsen Teil ihrer Merkmale gar nicht, in einigen Merkmalen unvollständig, jedoch mit allen Abstufungen von fast völliger Übereinstimmung bis zu fast durchgreifender Verschiedenheit auseinanderweichen." Die als *E. microphylla* Sw. (Fig. 6, *E* bis *H*) bezeichnete Form steht in der Stellung und Gestalt der Narben und Antheren der *E. latifolia* näher, weicht aber in anderen Merkmalen stärker von ihr ab. Biologisch unterscheidet sie sich u. a. dadurch, dass ihre Unterlippe keinen Honig abzusondern scheint. Einen zweiten Gegenstand der Beobachtungen Müller's bildete die Unterscheidung der drei in Westfalen einhei-

*) Dies Verhalten pflegt als „Knospenbefruchtung" der Orchideen bezeichnet zu werden.

mischen Arten von *Platanthera: P. bifolia, chlorantha* und *P. solstitialis* Boenningh., welch letztere mit der von Darwin unter dem Namen *P. bifolia* beschriebenen Pflanze übereinstimmt (s. Fig. 7). Für die erstgenannten beiden Arten gelangte Müller auf Grund zahlreicher und genauer Messungen zu der Ansicht, dass sie ein- und demselben Formenkreise angehören und durch zahlreiche Zwischenformen verbunden sind; so beträgt z. B. der Divergenz-

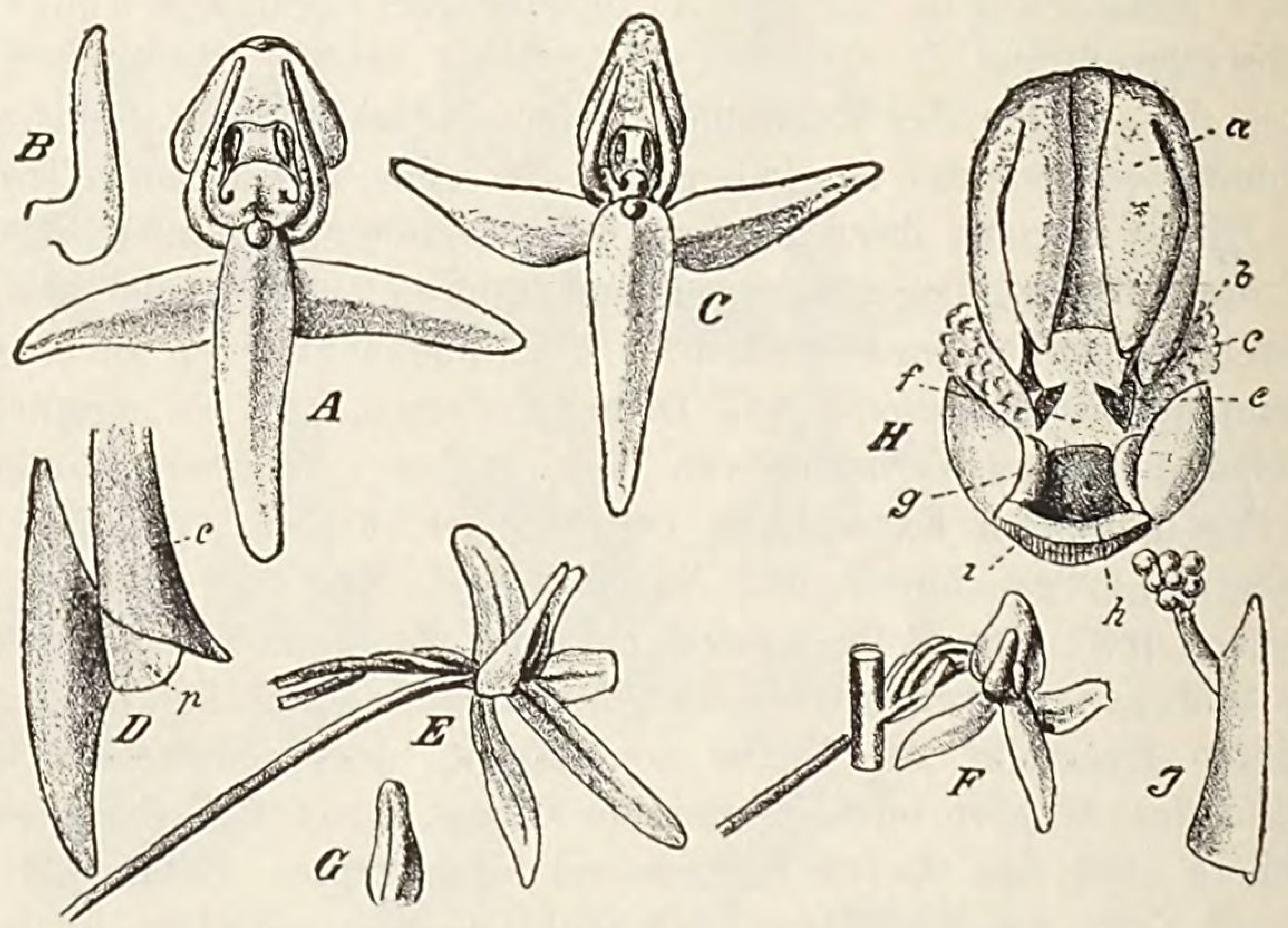


Fig. 7.

Verschiedene Blütenformen von *Platanthera*
(nach Müller: Beobachtungen an westfälischen Orthideen).

A. Blüte von *P. chlorantha* von vorn gesehen ($^2/_1$). — B. Eines der paarigen, inneren Perigonblätter (zum Vergleich mit G.). — C. Blüte von *P. bifolia* von vorn gesehen ($^2/_1$). — D. Klebrige Scheibe von *P. chlorantha* von der Seite ($^{32}/_1$): *c* der Caudiculus, *p* Pedicellus. — E. Blüte von *P. solstitialis* mit ungewöhnlich langem Sporn ($^2/_1$). — F. Blüte derselben schräg von der Seite ($^2/_1$). — G. Eines der paarigen inneren Perigonblätter. — H. Geschlechtssäule von *P. solstitialis* von vorn ($^{16}/_1$): *a* Anthere, *b* Staminodium, *c* Caudiculus, *e* Klebrige Scheibe, *f* Narbe, *g* seitliche Vorsprünge der Narbe, die den Eingang zum Sporn verengen und vierzellig machen, *h* Eingang in den Sporn, *i* Durchschnitt des Labellum.

winkel zwischen den Antherenhälften bei der *P. bifolia* 0°, bei unzweifelhafter *P. chlorantha* 24—37°, und bei den Zwischenformen 3—21°. Dagegen weicht *P. solstitialis* z. B. in der Gestalt der Narbe und der Spornöffnung, sowie in der Art des Caudiculusansatzes auf der klebrigen Scheibe wesentlich von dem Formenkreise der *P. chlorantha-bifolia* ab. Näher untersuchte Müller auch die von Darwin erwähnte Gefängniseinrichtung der Blüte von *Cypripedium Calceolus* (Fig. 8), als deren Bestäuber er

eine *Andrena*-Art auffand. Dieselbe fliegt auf der Unterlippe an und fällt dann durch die weite Öffnung in dieselbe hinein, kann aber ohne weiteres nicht heraus, da sie daran durch den stark umgebogenen Rand der Öffnung verhindert wird. Als ihr dargebotene Genussmittel kommen nur die auf dem Boden der Unterlippe stehenden, saftigen Haare in Betracht, da Honig von der betäubend riechenden Blüte nicht abgesondert wird. Schliefslich kann die gefangene Biene nur aus einer der beiden kleinen Öffnungen herauskriechen, die zwischen dem Rande der Unterlippe und den beiden Antheren frei bleiben; nur durch die genannten beiden Öffnungen fällt Licht in das Gefängnis. Die Narbe hängt nun derart in die schuhförmige Unterlippe hinein und steht der Bodenfläche letzterer in einer solchen Entfernung gegenüber, dass

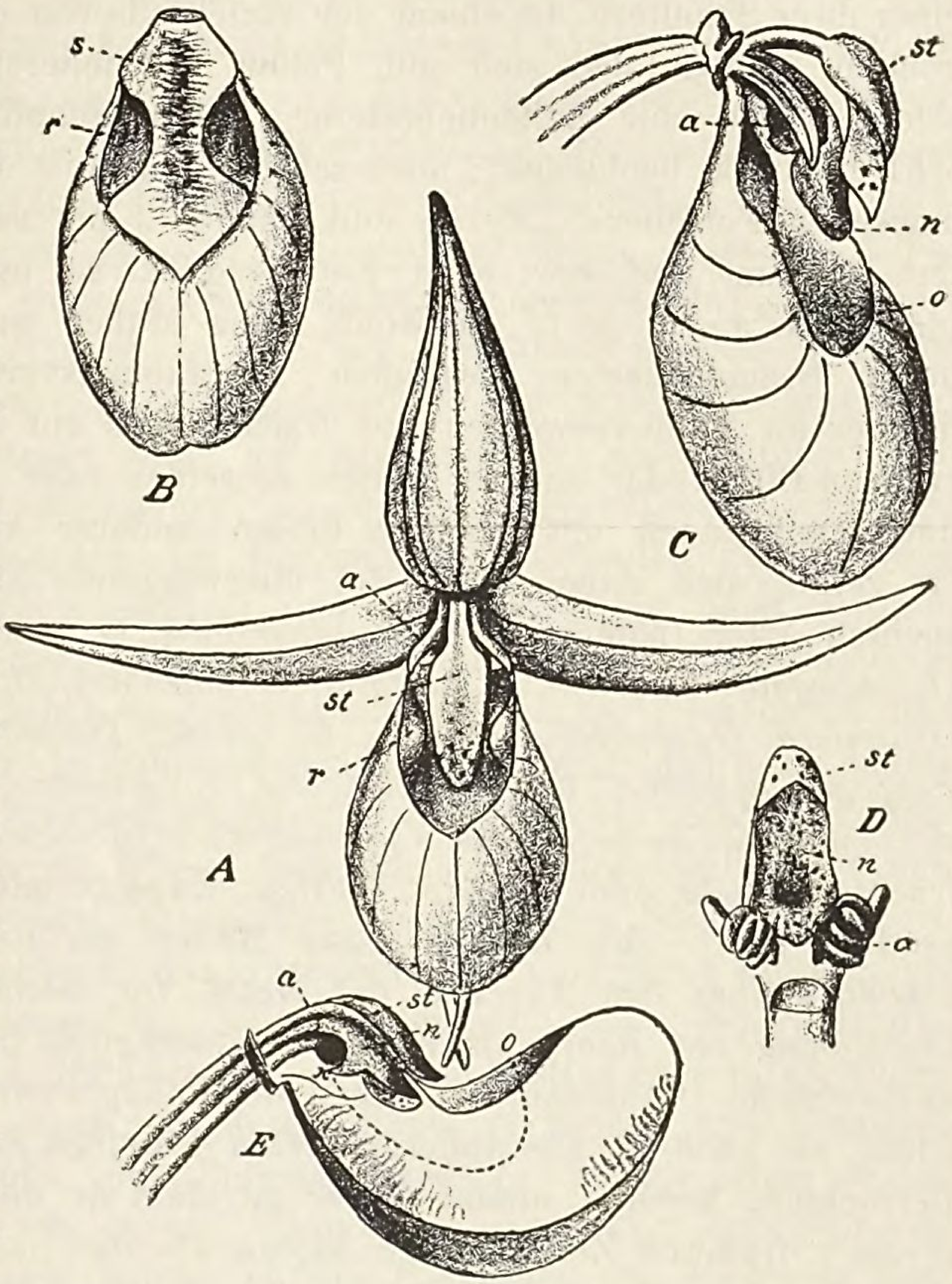


Fig. 8.
Blüteneinrichtung von *Cypripedium Calceolus*
(nach Müller: Beobachtungen an westfälischen Orchideen).
Es bedeutet *a* die Antheren, *st* das Staminodium, *n* Narbe, *r* den aufgeworfenen Rand des hohlen Labellum, der die Narbe umfasst, *o* die Eingangsöffnung des Labellum, *s* Safthaare auf dem Boden des Labellum, *x* Ausgangsöffnung.
A. Blüte in natürlicher Stellung (von vorn). — B. Das Labellum von oben gesehen. — C. Blüte nach Entfernung der äufseren und paarigen inneren Perigonblätter; das Labellum ist stark herabgedrückt, um Staminodium, Narbe und Anthere in ihrer gegenseitigen Stellung zu zeigen. — D. Geschlechtsteile von unten gesehen. — E. Längsdurchschnitt der Blüte; die punktierte Linie deutet den Weg der Biene durch die Blüte an.

die Biene beim Herauskriechen aus einer der erwähnten Öffnungen sich unter der Narbe hindurchzwängen und dabei aufserdem mit einer ihrer Schultern an einem der gleichfalls von oben herabhängenden Staubgefäfse sich mit Pollen beschmieren muss. Eine solche Biene mit pollenbehafteter, linker Schulter wurde von Müller direkt beobachtet; auch schrieb Darwin darüber an den deutschen Forscher: „By an odd chance J put an Andrena into the labellum and saw what you describe as naturally taking place" (a. a. O., p. 6). Endlich nahm Müller an 22 verschiedenen Orchideenarten Westfalens Bestäubungsversuche vor, indem er an Topfexemplaren die Narben teils mit dem Pollen der eigenen Blüte oder anderer Blüten desselben oder anderer Individuen, teils auch mit fremdem Pollen anderer Arten bestäubte. Es zeigte sich dabei, dass die überwiegende Zahl der untersuchten Arten (nämlich *Orchis pyramidalis*, *O. fusca*, *O. militaris*, *O. variegata*, *O. morio*, *O. latifolia*, *O. maculata*, *Ophrys muscifera*, *O. apifera*, *Gymnadenia conopea*, *G. albida*, *Platanthera solstitialis*, *Epipogon aphyllus*, *Epipactis latifolia*, *E. palustris*, *Listera ovata*, *Spiranthes autumnalis* und *Cypripedium Calceolus*) bei Selbstbefruchtung mehr oder weniger kräftige Kapseln mit Samenkörnern producierten — ein Resultat, das Müller mit den Ergebnissen Darwin's über den Abscheu der Natur vor beständiger Selbstbestäubung mit Recht als durchaus verträglich betrachtet. Für ausländische Orchideen, bei denen der Pollen sowohl der eigenen Blüte, als auch der aus anderen Blüten desselben Exemplars keine Befruchtung bewirkt, nimmt Müller an, dass sie die Selbstfertilität in einer früheren Zeit verloren hätten als die anderen Gruppen. Er lieferte in seiner blütenbiologischen Erstlingsarbeit einen Beitrag zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen, der schon die Hand des künftigen Meisters der Blumenforschung erkennen liefs.

Neben den Orchideen waren in älterer Zeit besonders die *Asclepiadeen* wegen ihrer merkwürdigen Blütenstruktur mehrfach untersucht worden; auch hatte Sprengel bereits die Funktion der Klemmkörper und ihre Anheftung an die Beine blütenbesuchender Insekten erkannt. Da dieser Forscher (s. oben p. 52) aber bei *Asclepias Cornuti* die Oberfläche des dicken, fleischigen Körpers, der den beiden Griffeln aufsitzt, fälschlich für die Narbe hielt, so war er über die Art der Pollenübertragung bei dieser Pflanze zu unrichtigen Vorstellungen gelangt. Erst R. Brown lehrte in einer früher erwähnten Schrift (s. oben p. 70 u. 76) den wahren Sitz der

Narbe kennen, die auf der unteren Fläche des fleischigen Körpers liegt und von aussen durch 5 enge Spalten zwischen den Antheren zugänglich ist; am oberen Ende dieser Spalten liegen die von Sprengel mit einem Fangeisen verglichenen Klemmkörper mit ihren beiden Pollinien, die rechts und links in den zunächst benachbarten Antherentaschen geborgen sind. F. Delpino (Relazione sull' apparecchio della fecundazione nelle Asclepiadee. Torino 1865) zeigte zunächst an *Araujia (Physianthus) albens*, dass die Blüte derselben von einer grofsen Bombusart besucht wird, die beim Einführen des Rüssels in eine der erwähnten Spalten unfehlbar mit jenem Organ in die Furche eines Klemmkörpers (Retinaculum) gerät. Da letzterer dabei mit mechanischer Notwendigkeit sich an den Rüssel festklemmt, so werden beim Herausziehen des Saugorgans auch die am Klemmkörper sitzenden Pollenmassen aus ihren Taschen entfernt und vom Insekt zu einer zweiten Blüte mitgenommen; hier wird beim Einführen des Rüssels in eine Spalte zunächst ein mitgebrachtes Pollinium festgehalten und in die unterhalb der Spalte liegende Narbenhöhle gedrückt; indem dann das Insekt seinen Rüssel zu befreien sucht, reifst die Pollenmasse von dem am Rüssel festgeklemmten Retinaculum los und bleibt innerhalb der Narbenhöhle an derjenigen Stelle liegen, wo die Pollenschläuche in das Narbengewebe eindringen müssen, um Befruchtung zu bewirken. Im folgenden Jahre beschrieb F. Hildebrand (Bot. Zeit. 1866, p. 376—378) die Bestäubungseinrichtungen von *Asclepias Cornuti*, an deren Blüten er Bienen und Hummeln mit ihren Beinen die Pollenübertragung in ähnlicher Weise bewirken sah, wie es bei *Physianthus* durch den Insektenrüssel geschieht. An den Beinen einiger Bestäuber von Asclepias fand Hildebrand Klemmkörper, die zu einer dichotomisch verzweigten Kette vereinigt waren — ein sprechender Beweis für das wiederholte Anheften und Losreifsen der Pollinien. Delpino veröffentlichte 1867 eine sehr inhaltreiche Schrift über Bestäubungseinrichtungen (Sugli apparecchi della fecundazione nelle piante antocarpee etc. Firenze 1867), von welcher Hildebrand (Bot. Zeit. 1867, p. 265—270, 273—278, 280—287) einen ausführlichen, durch eigene Beobachtungen und Abbildungen ergänzten Bericht gab, der auch der hier folgenden Darstellung zu Grunde liegt. Bei den Asclepiadeen wies Delpino einen engeren Zusammenhang zwischen der Lage der Nektarien einerseits, sowie der Art der Pollenübertragung durch Rüssel oder Beine der Besucher andrerseits nach.

Es liegen nämlich bei Gattungen wie *Asclepias, Gomphocarpus, Hoya, Centrostemma* u. a., bei denen die Pollenmassen durch die Krallen von Hymenopteren übertragen werden, die Nektarien auf dem Rücken der Antheren. Dagegen bei *Physianthus*, *Boucerosia, Ceropegia* u. a., deren Pollinien dem Rüssel der Besucher angeklemmt werden sollen, wechseln die Honigdrüsen mit den Antheren ab. Bei *Stephanotis floribunda* dient der Grund der langen und engen Blumenröhre, welche die kurze Geschlechtssäule birgt, als Honigbehälter; aufserdem sprechen die weifse Farbe, der besonders zur Nachtzeit starke Wohlgeruch, die verhältnismäfsige Weite der Spalten, die Weichheit und geringe Zähigkeit der Verbindungsstränge am Klemmkörper u. a. für Anpassung an Abend- und Nachtfalter. Endlich bei *Vincetoxicum officinale, Stapelia* u. a. deren Blüten durch üblen Geruch ausgezeichnet sind, geschieht die Bestäubung durch Fliegen, die bei ersterer Gattung bisweilen mit eingeklemmtem Rüssel sich zu Tode zappeln müssen, wenn ihnen die Kraft zum Herausziehen des Saugorgans fehlt. Delpino ahmte an *Stephanotis floribunda* die Thätigkeit der Insekten durch eine zarte Faser aus einem Agaveblatte nach und überzeugte sich dabei von der unfehlbaren Sicherheit, mit welcher der so kompliziert erscheinende Blütenmechanismus wirkt. Auch stellte er künstliche Bestäubungsversuche — sowohl mit eigenem als dem Pollen anderer Blüten, immer jedoch mit negativem Erfolge — an. Bei *Hoya carnosa* liefs sich die Pollenübertragung überhaupt nicht auf künstlichem Wege ausführen, an freiwachsenden Exemplaren wird sie jedoch durch Bienen in ausreichender Weise besorgt, so dass innerhalb der Narbenhöhle Pollenschläuche sich nachweisen liefsen. Trotzdem setzt *Hoya* an den meisten Orten Italiens nur sehr selten Früchte an. Eine ähnliche Unfruchtbarkeit tritt bei *Asclepias* und *Gomphocarpus* auf, bei denen eine Dolde mit 20—50 Blüten kaum eine oder zwei Früchte zur Reife bringt. Nach Delpino ist daran entweder unzureichende Nahrungszufuhr durch den Blütenstiel oder gemeinsame vegetative Abstammung der gekreuzten Stöcke von denselben Stammexemplaren schuld. Hildebrand beobachtete später an den Pollinien von *Asclepias* und *Tweedia* eigentümliche Bewegungen, die an die ähnlichen der Orchideen erinnern; die Stiele der Pollinien schrumpfen nämlich kurze Zeit nach dem Herausziehen aus den Antherentaschen derart zusammen, dass die Pollenmassen nach innen zu umklappen und dadurch eine Lage einnehmen, die für das Einführen in die

Spalte und das Zustandekommen der Befruchtung die zweckentsprechendste ist. Der stärker gebogene Rand der Pollinien, welcher allein Pollenschläuche zu treiben vermag, wird durch das Umklappen der Narbenspalte zugekehrt und auch beim Hineindrücken in die Spalte vorangeschoben. „Fände diese Schwenkung der Pollenmassen nicht statt, so lägen die Flächen derselben im rechten Winkel zur Spalte, und hierdurch wäre einesteils das Hineinschleifen erschwert, andernteils würden hauptsächlich bei diesem Hineinschleifen die Pollenmassen gerade in der umgekehrten Richtung zusammengeklappt und mit dem weniger gebogenen Rande voran, der keine Schläuche treibt, in die Narbenspalte eingeführt werden" (a. a. O., p. 269—270).

Mit den Bestäubungseinrichtungen der echten Asclepiadeen verglich Delpino ferner die von *Periploca graeca*, in deren Blüten 5 löffelartige Retinacula den 5 Kanten des Narbenkopfes eingesenkt sind. Auf der klebrigen, schaufelartigen Aushöhlung der genannten Löffel lagert sich Pollen aus je zwei benachbarten Antherenfächern ab, während der Stiel der Löffel eine sehr festhaftende Klebmasse ausscheidet. Durch die Blumenkronenanhängsel werden nun 5 Öffnungen gebildet, durch welche die als Bestäuber dienenden Fliegen ihren Rüssel einführen und dabei gerade auf die klebrigen Stiele der Pollenlöffel stossen; ein solcher bleibt dann am Rüssel haften und wird an einer demnächst besuchten Blüte auf der unteren, stigmatischen Fläche des Narbenkopfes abgerieben, wobei einige Pollenkörner zum Anhaften gebracht werden; auch bei dieser Übertragung ändert, wie sonst bei den Pollinien, die pollenbe-

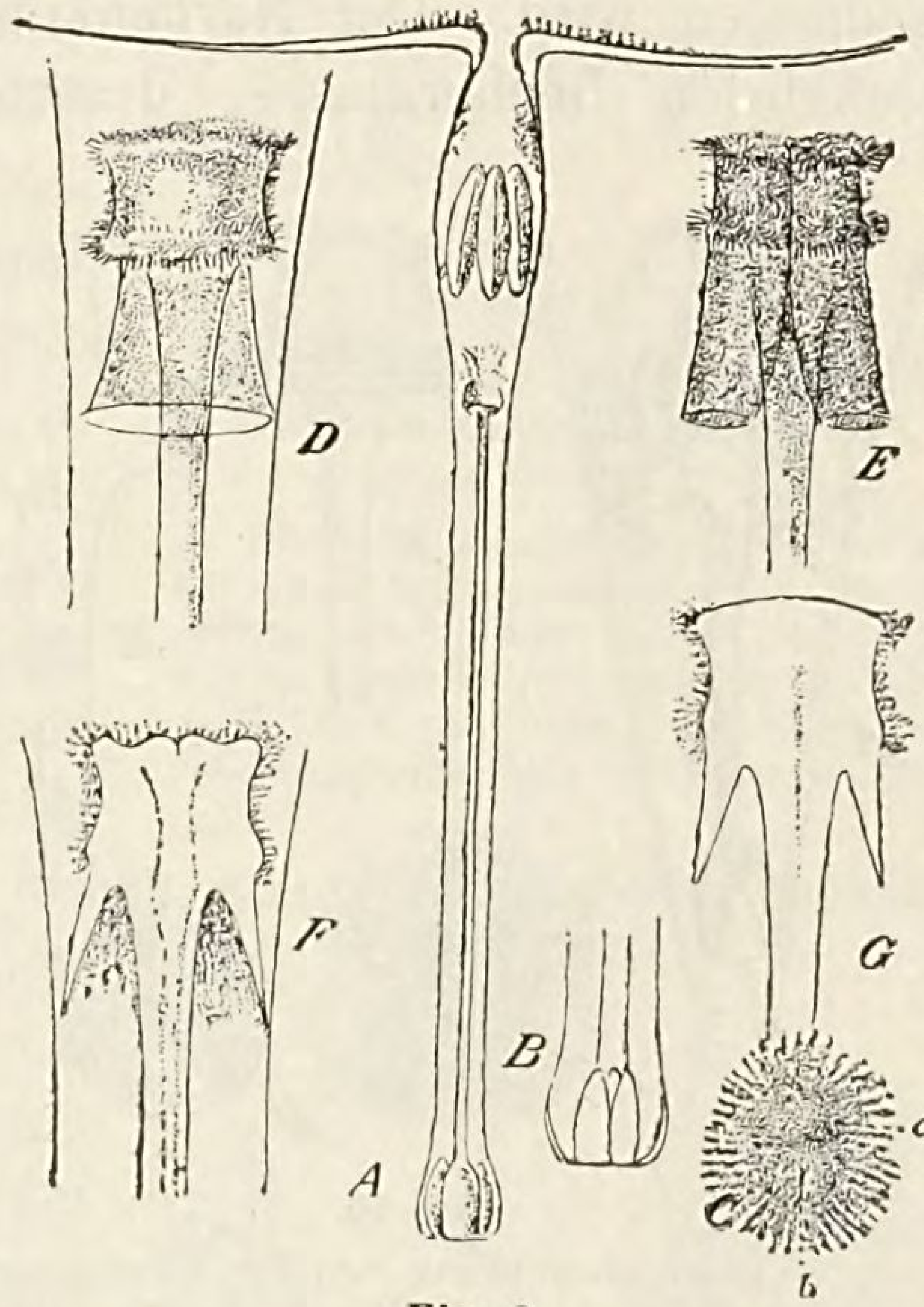


Fig. 9.

Blüteneinrichtung von *Lochnera rosea* (nach Hildebrand: Botan. Zeitung 1867).
A. Längsdurchschnitt der Blüte, am Grunde der zwei Fruchtknoten die beiden Nektardrüsen. — B. Die beiden Fruchtknoten am Grunde der Blüte. — C. Narbenkopf von oben; die Linien *a* und *b* deuten zwei verschiedene, aufeinander senkrechte Richtungen an. — D. Narbenkopf von der Seite *b* der vorigen Figur aus. — E. Narbenkopf von der Seite *a* aus. — F. Längsschnitt in der Richtung *b*. — G. Längsschnitt in der Richtung *a*.

deckte Aushöhlung des Löffels in zweckmäfsiger Weise ihre Stellung. Eine noch weiter von den Asclepiadeenblüten abweichende Einrichtung fand Delpino bei der Apocynee *Lochnera rosea* (Fig. 9), deren lange und enge, am Grunde honigbergende Blumenröhre für den Besuch langrüssliger Falter eingerichtet ist und oberhalb des becherartigen Narbenkopfes durch die Antheren bis auf 5 enge Öffnungen zwischen letzteren verschlossen wird. Der Narbenkopf hat hier die Gestalt eines umgekehrten Becherglases, dessen Aufsenwand in einer ringförmigen Zone Klebstoff absondert. Der Pollen sammelt sich in den erwähnten Zwischenräumen der Antheren zu 5 Häufchen an. Führt nun ein Schmetterling seinen Rüssel in eine der Öffnungen ein, so muss er auf diesem Wege den darunterliegenden, klebrigen Ring des Narbenkopfes streifen, und nimmt beim Herausziehen des nun klebrig gewordenen Rüssels auch einen Teil des Pollens mit sich fort. Bei Besuch einer zweiten Blüte schabt dann der hornige, scharfe Rand des Narbenbechers während des Herausziehens des Rüssels den an letzterem haftenden Pollen ab, so dass derselbe im Innern des Bechers angehäuft wird und hier seine Schläuche treibt. Zugleich wird der Rüssel von neuem mit Klebstoff und mit Pollen für Bestäubung der nächsten Blüte versehen. Ähnlich ist der Vorgang bei mehreren Arten von *Vinca*, sowie *Amsonia salicifolia* und *Allamanda neriifolia*. Bei *Vinca major* (Fig. 10), deren Blüteneinrichtung von Hildebrand nachuntersucht wurde, hat der klebrige Sammelapparat die Form einer umgekehrten Schüssel; aufserdem liegen die 5 Pollenklümpchen abweichend von *Lochnera* in 5 Nischen des Narbenkopfes. Auch *Cerbera lactaria* und *C. Thevetia* haben, abgesehen von der hier vor-

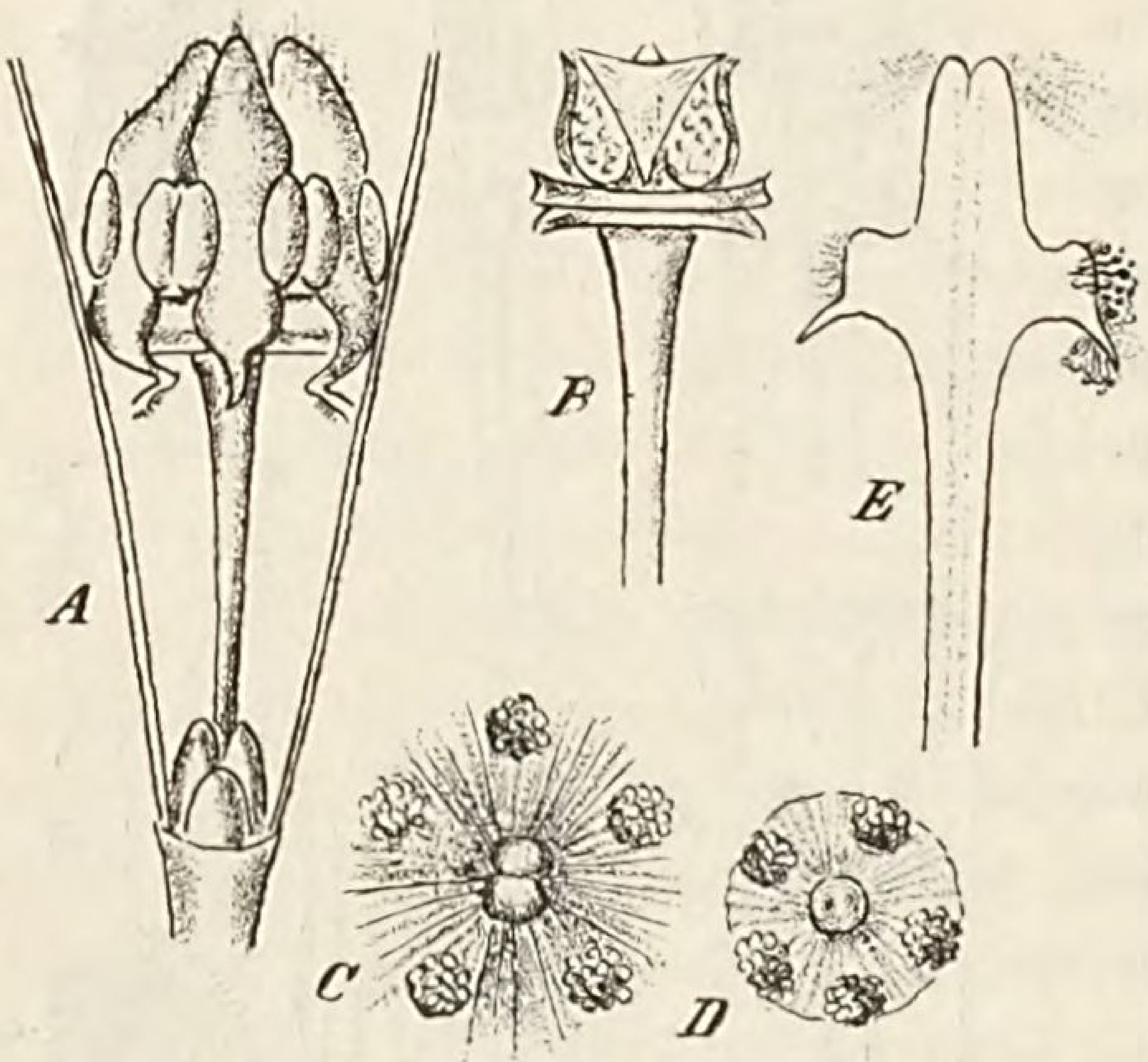


Fig. 10.
Blüteneinrichtung von *Vinca major* (nach Hildebrand: Botan. Zeitung 1867).
A. Unterer Teil der Blüte so weggeschnitten, dafs man Griffel und Staubgefäfse in ihrer gegenseitigen Lage sieht. — B. Isolierter Griffel nebst Narbenkopf. — C. Narbenkopf von oben nebst Pollenklümpchen zwischen den Haaren. — D. Sammelschüssel des Narbenkopfes von unten nach der Bestäubung mit 5 Pollenklümpchen — E. Längsschnitt durch einen tagszuvor bestäubten Narbenkopf.

handenen Verwachsung der Staubgefäſsbasis mit dem obersten Griffelteil eine ähnliche Blütenkonstruktion; ferner sind bei *Cerbera* (desgl. bei *Tabernaemontana*) im Blütenschlund 5 enge Öffnungen vorhanden, die mit den 5 Antherenzwischenräumen korrespondieren. Bei den Nerieen (*Nerium Oleander*, *Roupelia grata*, *Strophanthus dichotomus*) sind die Ränder des Sammelapparats weich, dagegen entwickeln sich die Seitenteile der Antheren zu 2 starren, hornigen Wänden, die ähnlich wie bei den Asclepiadeen eine Spalte mit parallelen Rändern bilden. Die Euapocyneen, von denen Delpino *Apocynum* und *Rhynchospermum* (Fig. 11) untersuchte, haben einen noch weiter vereinfachten Bestäubungsapparat, indem an Stelle eines Sammelbechers ein schirm- oder ringähnlicher Körper sich ausbildet, der unterhalb der mit dem Narbenkopf verwachsenen Staubgefässe hervorsteht; zwischen je 2 Staubgefässen etwas oberhalb des Schirms liegt ein Klebstoffklümpchen, das zur Anheftung von Pollen an einen darübergezogenen Insektenrüssel dient; in den Blüten von *Apocynum* sah Delpino häufig Fliegen sich fangen, deren Rüssel in dem scharfen Winkel zwischen Staubgefäſs und Narbenkopf eingeklemmt war. Bei den Plumerieen endlich schreitet die Vereinfachung des Bestäubungsapparats am weitesten vor, da hier nur noch die klebrige Region des Narbenkopfes vorhanden ist.

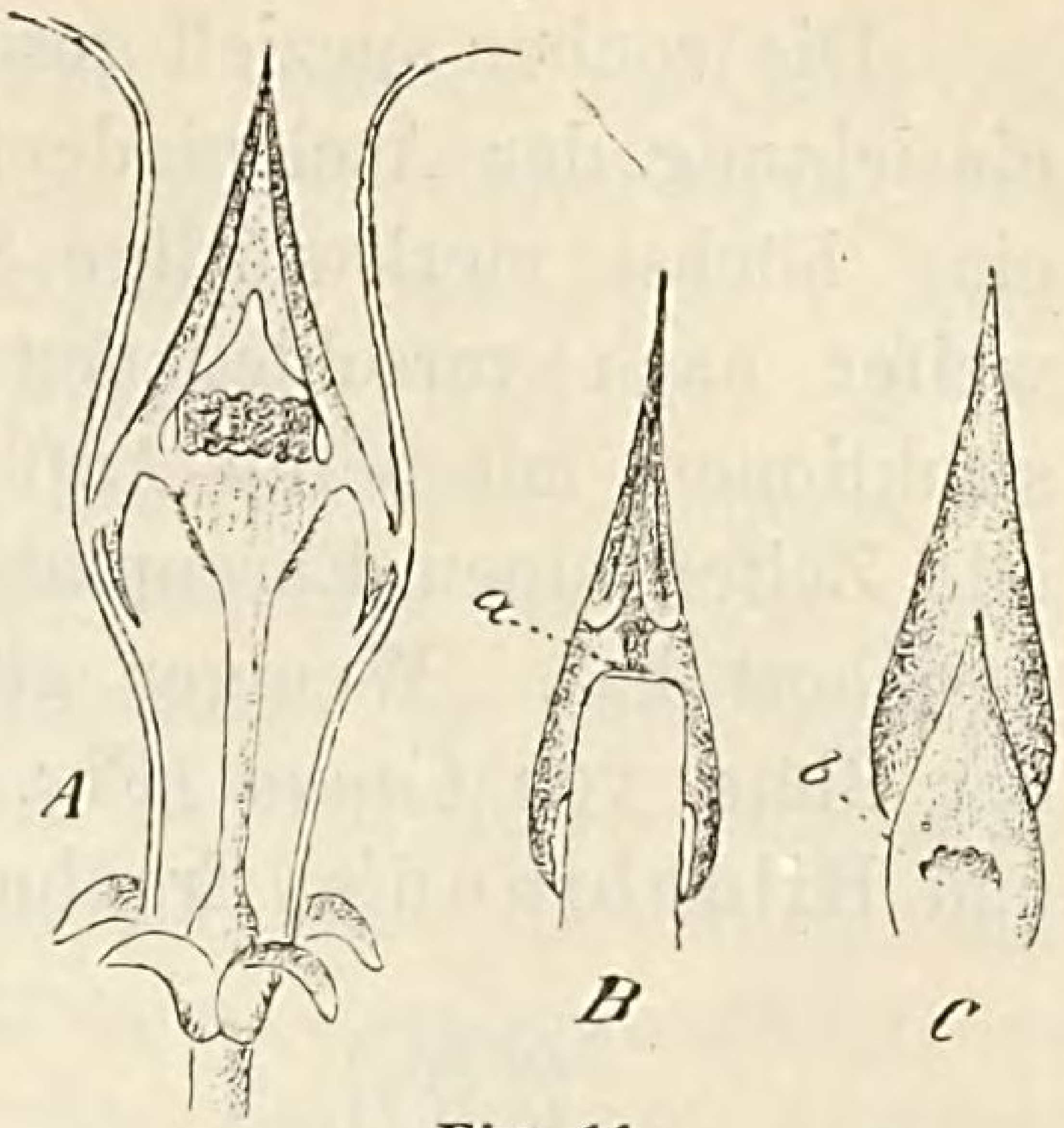


Fig. 11.

Blüteneinrichtung von *Rhynchospermum jasminoides* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1869.)

A. Blüte im Längsschnitt; der Saum der Krone ist weggelassen. — B. Staubgefäſse von innen; bei *a* die Verwachsungsstelle mit dem Narbenkopf. — C. Desgl. von auſsen, bei *b* die Verwachsungsstelle mit der Blumenkrone.

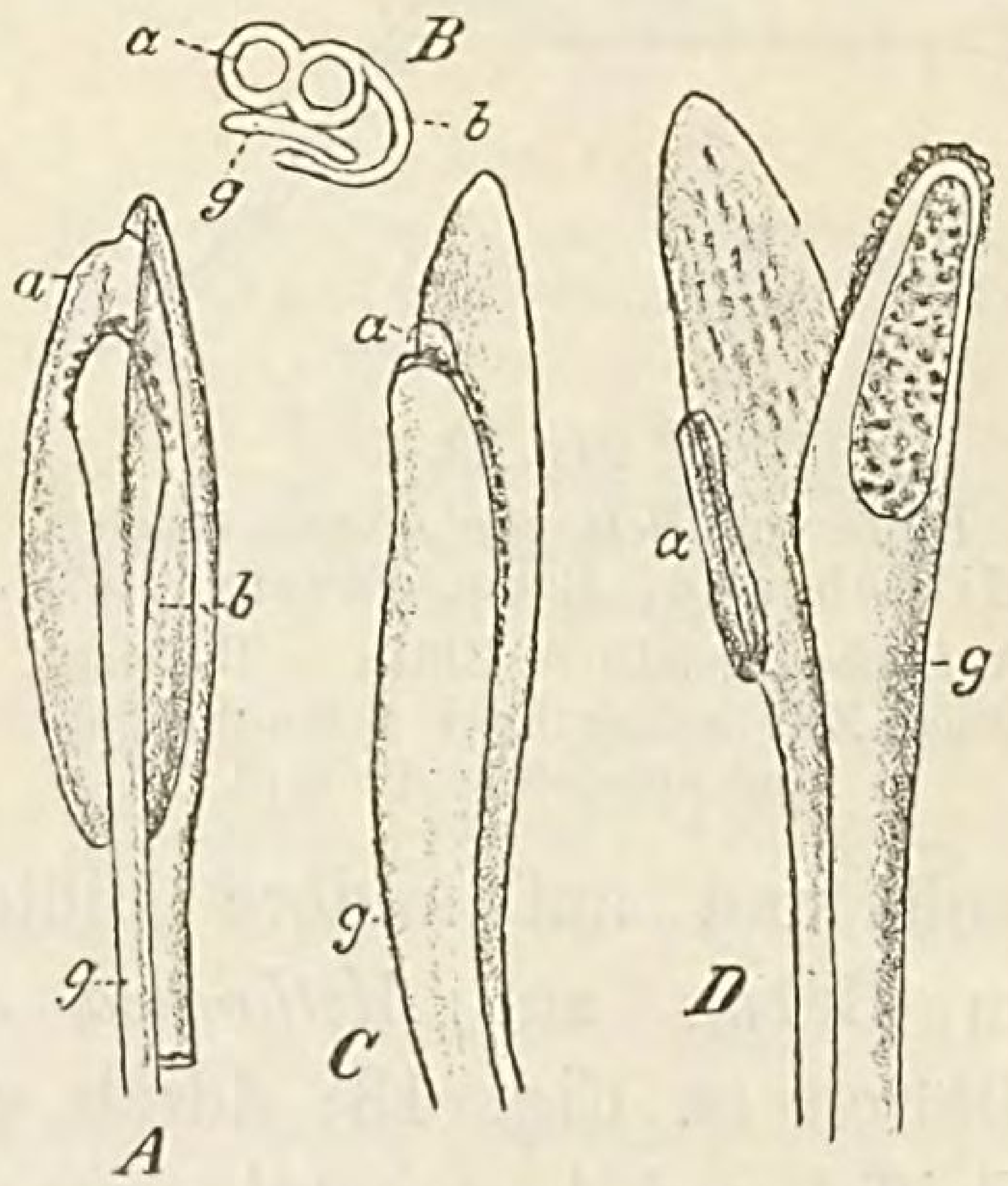


Fig. 12.

Blüteneinrichtung von *Canna gigantea* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1867).

A. Geschlechtsteile aus einer sehr jungen Knospe; *a* Anthere, *b* Blatt, aus dem dieselbe entspringt, *g* Griffel; die Vorderseite des Staubgefäſses ist als durchsichtig dargestellt. — B. Geschlechtsteile im Querschnitt. — C. Desgl. kurz vor dem Aufgehen der Blüte (die Vorderseite des Staubgefäſses ist fortgelassen). D. Desgl. nach dem Aufgehen der Blüte.

Die soeben speziell geschilderten Abänderungen in der Blüteneinrichtung der Asclepiadeen, Periploceen und Apocyneen bilden eine höchst merkwürdige Stufenfolge von einfachen zu immer weiter nach verschiedenen Richtungen hin ausgebildeten Konstruktionen, mit deren Auffindung und Deutung Delpino sich für alle Zeiten einen Ehrenplatz in der Geschichte der Blütenbiologie gesichert hat. Weniger glücklich scheint er in der Auffassung der Blüte von *Canna* (Fig. 12) gewesen zu sein, bei der seine und Hildebrand's Ergebnisse wesentlich abwichen. Delpino betrachtete hier nämlich die dem einzigen Staubgefäfs anliegende und dasselbe anfangs einschliefsende Griffelplatte als eine Vorrichtung zur Ablagerung von Pollen, den die Bienen beim Honigsuchen abstreifen und auf die Narbenpapillen anderer Blüten übertragen sollen. Hildebrand deutete dagegen die Einrichtung auf Selbstbestäubung, weil während des ersten Blütenstadiums die Narbenpapillen der Griffelplatte direkt den Pollen aus der ihnen anliegenden, schon geöffneten Anthere aufzunehmen vermögen; erst im zweiten Blütenstadium dreht sich nach seinen Beobachtungen die Platte derartig, dass der auf ihr abgelagerte Pollen von Insekten abgeholt und auf andere Blüten übertragen werden kann. Auch in Bezug auf *Methonica superba* (Liliacee), deren hängende Blüten (s. Fig. 13) durch einen wagerecht zur Seite gebogenen Griffel und horizontal ausgebildete Staubgefässe auffallend sind, weichen die Deutungsversuche Delpino's und Hildebrand's etwas von einander ab.

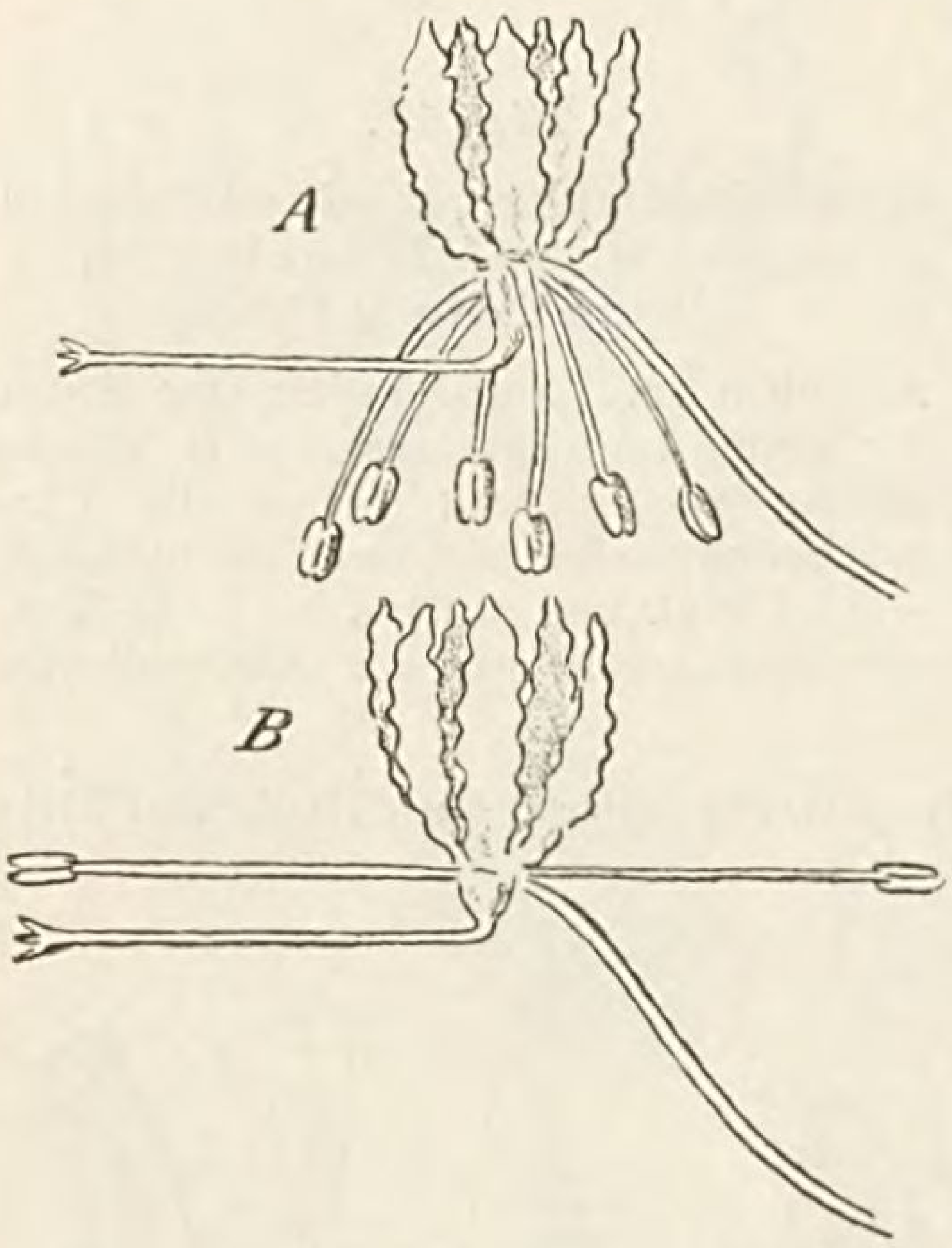


Fig. 13.
Blüte von *Methonica superba* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1867). A. Soeben geöffnete Blüte. — B. Desgl. einige Zeit später; nur 2 Staubgefäfse sind gezeichnet (verkl.).

Für die Leguminosen stellte Delpino vier verschiedene Typen der Bestäubungseinrichtungen auf. Innerhalb der ersten Gruppe treten bei Besuch eines geeigneten Insekts infolge Herabdrückens der Flügel und des Kiels die in letzterem geborgenen Antheren nebst der Narbe frei hervor und werden am Hinterleib des Besuchers abgerieben. Hierdurch empfängt die Narbe den

Pollen der nächstvorher besuchten Blüte, und die Antheren versehen ihrerseits den Insektenkörper mit neuem Blütenstaub. Den zweiten Typus bildet die Pumpenvorrichtung von *Lotus corniculatus*, dessen sonst hermetisch verschlossener Kiel nur an der Spitze eine kleine Öffnung hat. In dieser Spitze sammelt sich auch der Blütenstaub, der beim Niederdrücken des Kiels durch die als Pumpenstempel wirkenden Filamente in Nudelform aus der Öffnung hervorgepresst und dem Besucherleibe angeheftet wird. Wahrscheinlich ist auch in diesem Falle die Narbe erst einige Zeit nach der Reife der Antheren empfängnisfähig, so dass die älteren Blüten mit dem Pollen der jüngeren bestäubt werden müssen. Einen dritten Typus fand Delpino in der Bürsteneinrichtung von *Phaseolus*, bei der die Behaarung der Griffelspitze den Pollen portionenweise aus der Spitze des niedergedrückten Kiels herausfegt. Schon Sprengel hatte bei *Phaseolus vulgaris* diese Einrichtung beschrieben, die Delpino in höchster Vollendung bei *Ph. Caracalla* antraf. Bei dieser Art ist nämlich der röhrenartige Kiel mit etwa 5 Umläufen spiralig gewunden und an der geöffneten Blüte nach links gerichtet, während die übrigen Blütenteile nach rechts gekehrt sind. Lässt sich nun z. B. eine grofse Holzbiene (*Xylocopa*) zum Honigsaugen an der Blüte nieder und drückt gegen die Fahne, so tritt aus der Spitze des Kiels der schneckenförmig gewundene Griffel mit der cylindrischen Bürste hervor und streicht dem Besucher den Pollen an die rechte Körperseite. Da die Narbe erst empfängnisfähig wird, wenn der Pollen vollständig entfernt ist, so muss der Besucher an älteren Blüten, deren Narbe er kräftig an seiner rechten Seite abreibt, Bestäubung bewirken. Die vierte Form der Bestäubungseinrichtung endlich bildet nach Delpino das Emporschnellen der Geschlechtsteile gegen die Fahne, z. B. bei *Medicago*-Arten, wobei gleichzeitig das Schiffchen nach unten klappt. Dieser Mechanismus, der auch bei *Indigofera* (Fig. 14) in ähnlicher Weise wiederkehrt, war schon Beobachtern älterer Zeit wie De Candolle und Treviranus aufgefallen, aber von

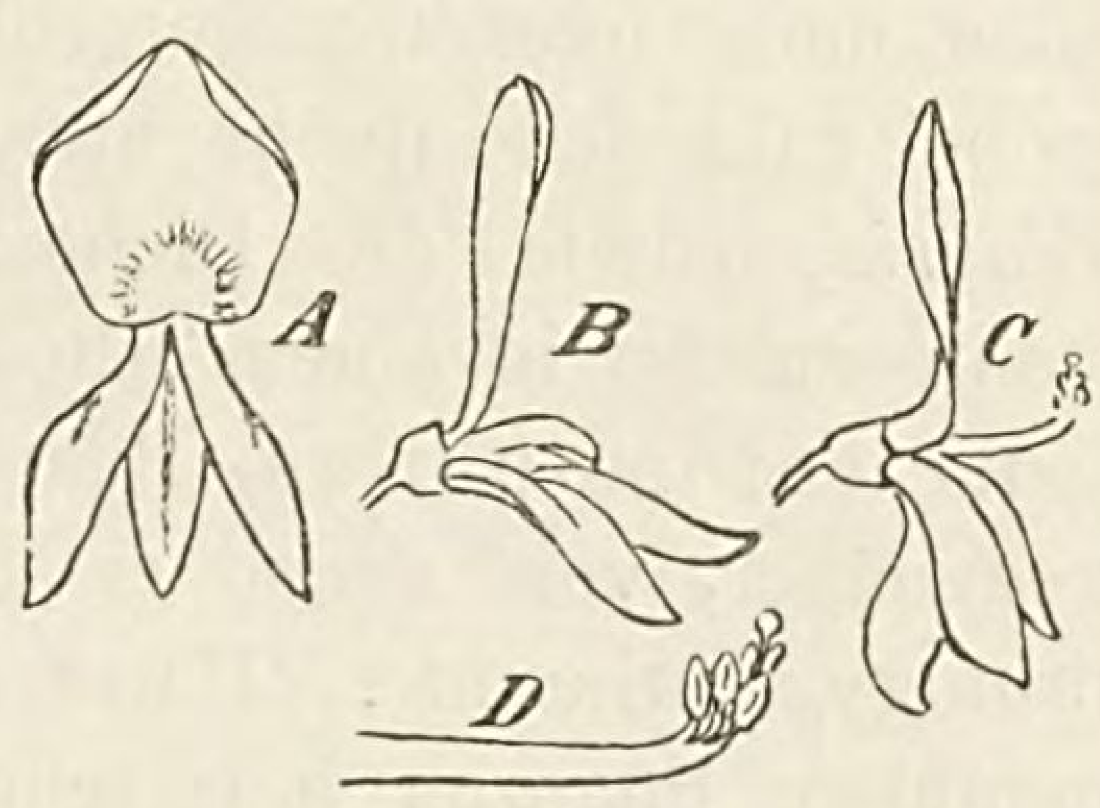


Fig. 14.
Blüteneinrichtung von *Indigofera* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1866). A. Frische Blüte von vorn. — B. Blüte von der Seite. — C. Eine Blüte, nachdem durch Berührung Schiffchen und Flügel zurückgeklappt sind. — D. Geschlechtssäule.

ihnen unrichtig gedeutet worden. Erst Delpino und Hildebrand (Bot. Zeit. 1866, p. 74) zeigten, dass derselbe in normalem Fall durch Insekten ausgelöst wird, und dann nicht Selbstbestäubung, sondern Fremdbestäubung herbeiführt.

Auch die Blüteneinrichtungen der Zingiberaceen (*Alpinia, Hedychium*), Orchideen (*Ophrys, Cypripedium*), Polygaleen (*Polygala*), Ranunculaceen (*Paeonia, Caltha*), Papaveraceen (*Papaver*), Fumariaceen (*Corydalis, Ceratocopnos, Diclytra*), Capparideen (*Capparis, Cleome, Polanisia*), Malvaceen, Geraniaceen (*Geranium, Pelargonium*), Tropaeoleen (*Tropaeolum*), Balsamineen (*Impatiens*), Passifloreen (*Passiflora coerulea*) und Labiatifloren (*Linaria, Martynia, Bignonia, Mimulus, Gloxinia, Acanthus, Salvia* u. a.) wurden von Delpino einer mehr oder weniger vollständigen Untersuchung unterworfen, wobei zahlreiche Beobachtungen Sprengel's, z. B. über *Passiflora, Linaria,* sowie die Dichogamie Bestätigung fanden. Delpino stellte zuletzt in einem Rückblick den durch Insekten bestäubten (oder entomophilen) Pflanzen die Windblüter (Anemophilen) gegenüber, von denen er *Plantago, Alopecurus* und *Luzula* als protogyn erkannte. Unter den von ihm berücksichtigten, entomophilen Pflanzen unterschied er folgende 8 Typen der Blüteneinrichtung:

1. Typus. Durch Sympollinismus ausgezeichnet, d. h. der Pollen ist zu gröſseren Massen (Pollinien) vereinigt wie bei *Orchideen, Apocyneen, Periploceen* und *Asclepiadeen.*
2. Typus. Die Pollenablagerung findet auf dem verbreiterten Griffel statt (*Canna*).
3. Typus. Antheren und Narbe sind parallel oder in dem Wege angebracht, den die Insekten in der Blüte zurücklegen müssen (*Passiflora, Methonica, Cypripedium*).
4. Typus. Antheren und Narbe sind in einer Tasche oder Kapuze geborgen, aus der sie durch einen Druck hervortreten; hierbei findet entweder einseitige Klappbewegung (Arten von *Salvia, Leguminosen, Corydalis, Polyala*) oder zweiseitiges Aufklappen (*Diclytra*) statt.
5. Typus. Die Narbe tritt später an die Stelle, die früher von den Antheren eingenommen wurde (*Malvaceen, Geranium, Pelargonium, Tropaeolum, Gesneriaceen, Balsamina*).
6. Typus. Die Antheren und Narbe sind genähert und eingeschlossen (*Scrophulariaceen, Labiaten, Bignoniaceen, Acanthaceen, Alpinia*).

7. Typus. Die Filamente und Griffel stehen weit aus der Blüte hervor (*Hedychium*, *Capparis*, *Cleome*, *Polanisia*).
8. Typus. Die Narben stehen zentral und werden von peripherischen Staubgefäfsen umgeben (*Paeonia*, *Caltha*, *Papaver* und zahlreiche andere regelmäfsige Blüten).

An diese Übersicht fügte Delpino noch einige Mitteilungen über insektenfangende Blüten, wie z. B. *Aristolochia*, und schloss

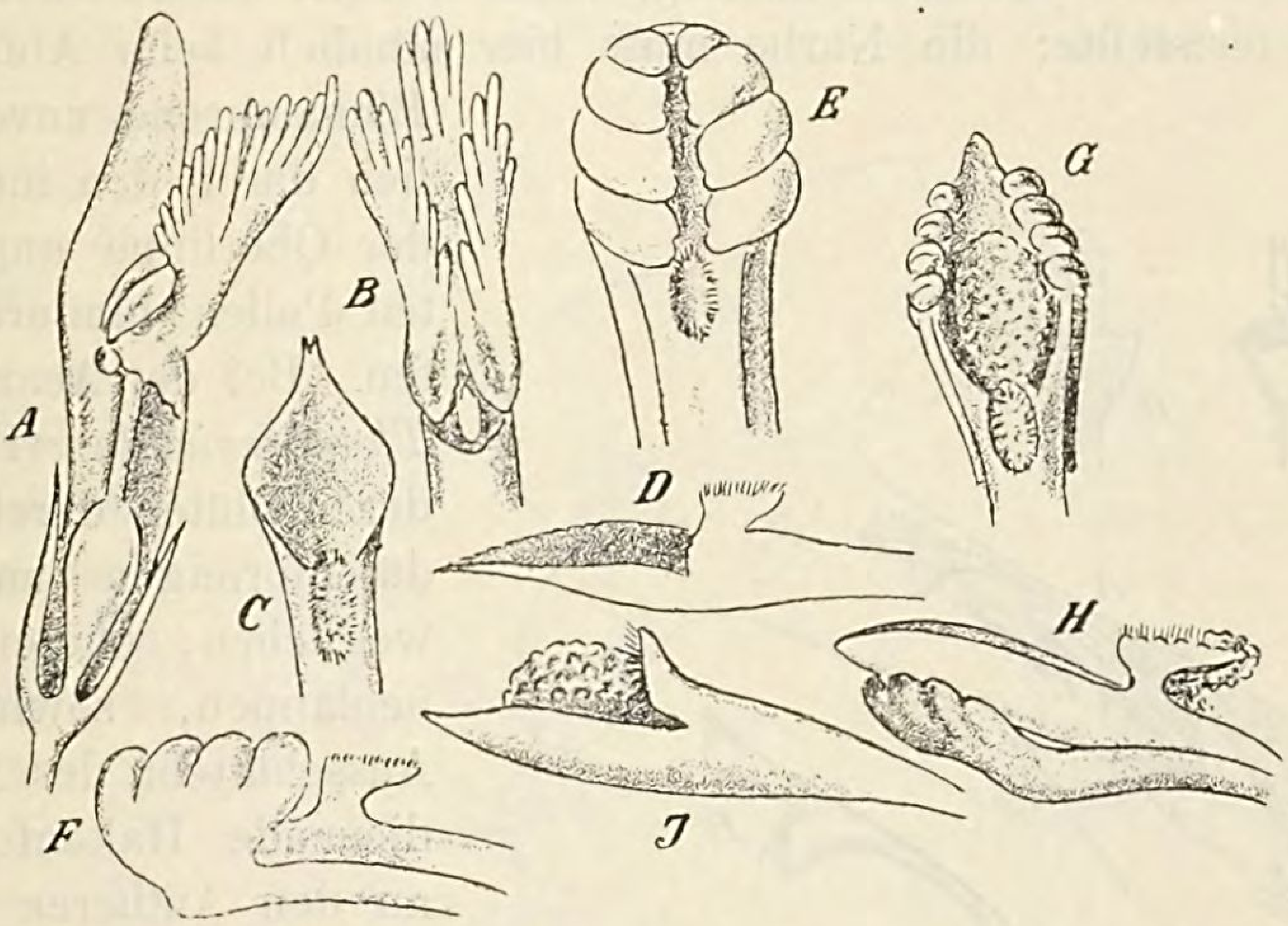


Fig. 15.

Blüteneinrichtung von *Polygala vulgaris* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1867).

A. Aufgeschnittene Blüte; der klebrige Höcker des Narbenkopfes sieht aus der niederdrückbaren Tasche hervor. — B. Die Tasche, in welcher Antheren und Narbenkopf liegen, von oben gesehen. — C. Griffel von oben gesehen. — D. Desgl. von der Seite im Längsschnitt. — E. Desgl. mit den umgebenden Antheren. — F. Desgl. von der Seite. — G. Der Griffel, nachdem die Antheren den Pollen in den Löffel deponiert und sich zurückgezogen haben. — H. Antheren und Narbenkopf von der Seite, nachdem durch Insekten oder eine Borste die Bestäubung vorgenommen. — I. Narbenkopf einer längere Zeit geöffneten und unberührten Blüte; der Narbenhöcker hat sich mit seiner klebrigen Seite dem im Löffel befindlichen Pollenhäufchen entgegengebogen.

die bedeutsame Abhandlung mit dem Hinweis, dass nur die biologische Betrachtung im stande sei, die Baueigentümlichkeiten zahlloser Blüten zu erklären. Der biologische Morphologe erscheint ihm als der „Ödipus, der die Sphinx — d. h. die Rätsel der blofs beschreibenden Botanik — niederwirft."

Zu der Abhandlung Delpino's gab Hildebrand weitere Ergänzungen, zunächst betreffs der Bestäubungsverhältnisse von *Polygala vulgaris* (Fig. 15), deren löffelartige Griffelspitze (bei C u. D.) mit dem darunter liegenden, hakenartig vorspringenden, klebrigen Höcker bei Insektenbesuch in ähnlicher Weise funktioniert, wie die vorhin

beschriebene Einrichtung bei *Lochnera*; aufserdem sind die Blüten in späteren Stadien unzweifelhaft für Selbstbestäubung eingerichtet, indem der erwähnte Höcker, der die Narbenpapillen trägt, durch Schwellung seines Gewebes sich dem pollentragenden Löffel entgegenstreckt (s. Fig. 15 bis *J*) und zuletzt den Pollen berührt. Ferner erläuterte Hildebrand den Blütenbau von *Impatiens Balsamina*, deren Protandrie er bestätigte, sowie von *Calceolaria*, bei der er im ersten Blütenstadium Fremdbestäubung, beim Welken aber Selbstbestäubung feststellte; die Narbe muss hier nämlich beim Abfall der Blumenkrone unvermeidlich durch den im Kegel der Oberlippe angehäuften Pollen hindurchstreifen. Bei der Acanthacee *Thunbergia alata* (Fig. 16), deren Blüten durch einen dütenförmigen und beweglichen, oberen Narbenlappen, sowie zum Ausschütteln des Pollens dienende Hakenfortsätze an den Antheren ausgezeichnet sind, kommt dagegen immer nur Fremdbestäubung vor.

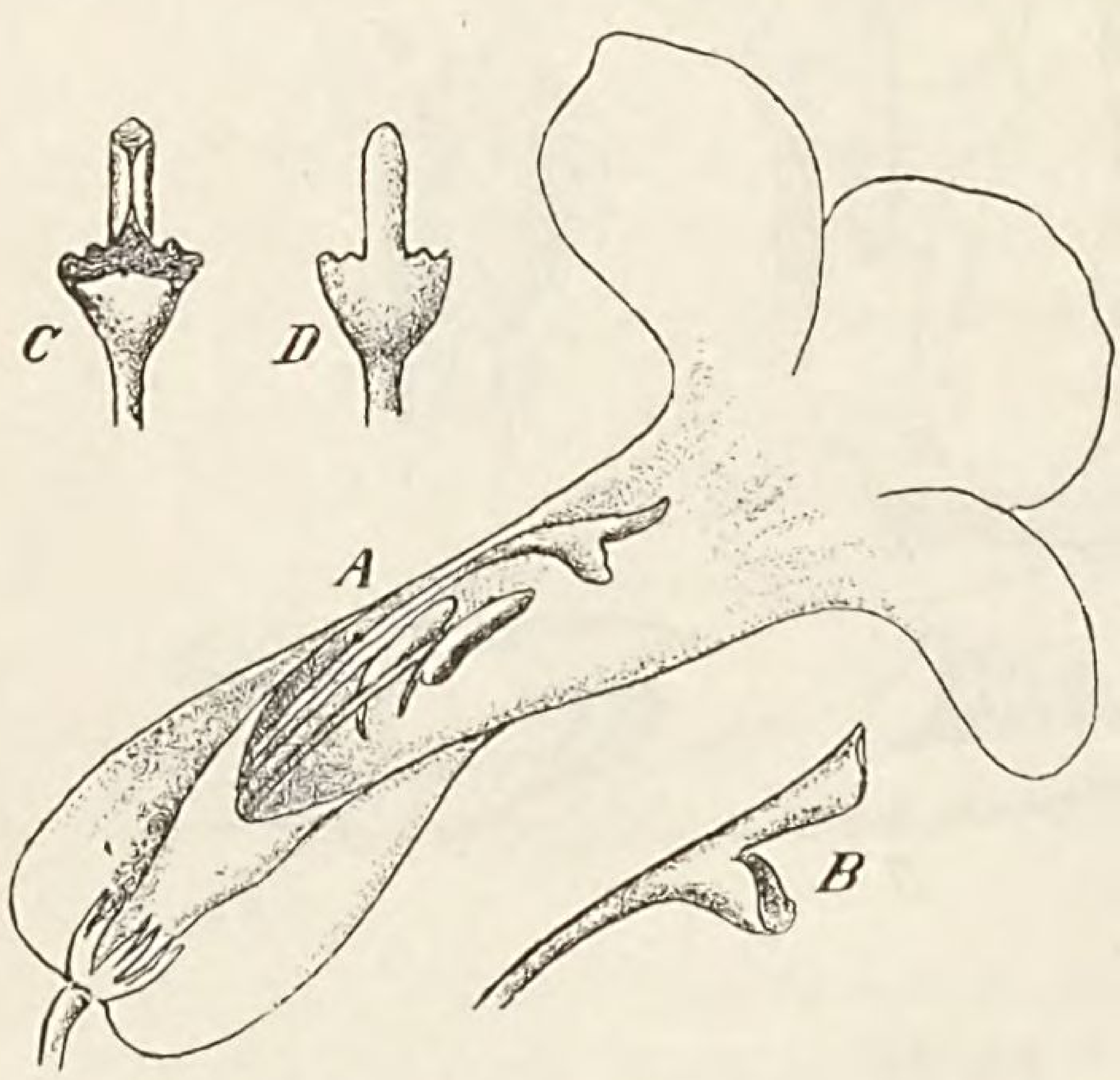


Fig. 16.
Blüte von *Thunbergia alata* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1867).
A. Blüte von der Seite nach Entfernung eines Stücks der Krone. — B. Der Narbenkopf halb von der Seite. — C. Derselbe von unten. — D. Derselbe von oben.

Auch vor dem Erscheinen der oben erwähnten Arbeit Delpino's hatte Hildebrand (Über die Vorrichtungen an einigen Blüten zur Befruchtung durch Insektenhilfe, Bot. Zeit. 1866, p. 73—78) Beiträge zur Kenntnis spezieller Bestäubungseinrichtungen geliefert. Aufser den schon erwähnten Papilionaceenblüten (von *Medicago*, *Indigofera*) erläuterte er u. a. den von Sprengel nur unvollständig gedeuteten Bau der Blüte von *Pedicularis silvatica*, die einen eigenartigen Pollenstreuapparat besitzt und bei Insektenabschluss unbefruchtet bleibt, sowie die Blütenkonstruktion von *Lopezia coronata* (Onagracee) und *Schizanthus pinnatus* (Solanacee). Erstere (s. Fig. 17) ist protandrisch und besitzt ein löffelartiges Staminodium (st), das die Anthere eines reizbaren Staubgefäfses einschliefst. Bei Berührung klappt das erstere abwärts, während

das Stamen in die Höhe schnellt und dabei den Pollen aus seiner Anthere ausschleudert. In späteren Stadien wird bei ausbleibendem Insektenbesuch das Staminodium durch den weiter wachsenden Griffel zum Herunterklappen und das eingeschlossene Staubgefäfs zum Hervorschnellen gebracht, die Narbe bildet sich jedoch erst aus, wenn die Anthere ihren Staub verloren hat, so dass Selbstbestäubung unmöglich gemacht ist. *Schizanthus* hat ebenfalls reizbare, in einem klappenartigen Teil der Unterlippe verborgene Stamina, die bei Berührung letzteren Teils hervorschnellen und Pollen ausschleudern; jedoch ist in diesem Fall keine Dichogamie vorhanden und daher Selbstbestäubung nicht absolut verhindert. Bei der Lobeliacee *Siphocampylus bicolor* (Fig. 18) fand Hildebrand Protandrie und klärte ihre Blüteneinrichtung auf, die der anderer Lobeliaceen ähnlich ist; die fortwachsende Griffelspitze drückt nämlich mit ihrer Haarbürste (s. Fig. 18 *E*, *F*, *H*) aus dem geschlossenen und innen mit Pollen gefüllten Antherencylinder den Blütenstaub heraus und entfaltet dann erst ihre Narbenlappen. Die früher bei Lobeliaceen (wie auch Kampanulaceen) häufig gemachte Annahme einer mechanischen Selbstbestäubung hat also in diesem und vielen ähnlichen Fällen keine Berechtigung; auch setzt *Siphocampylus* bei Fremdbestäubung gute Früchte an, während sich selbst überlassene Blüten fruchtlos vertrocknen.

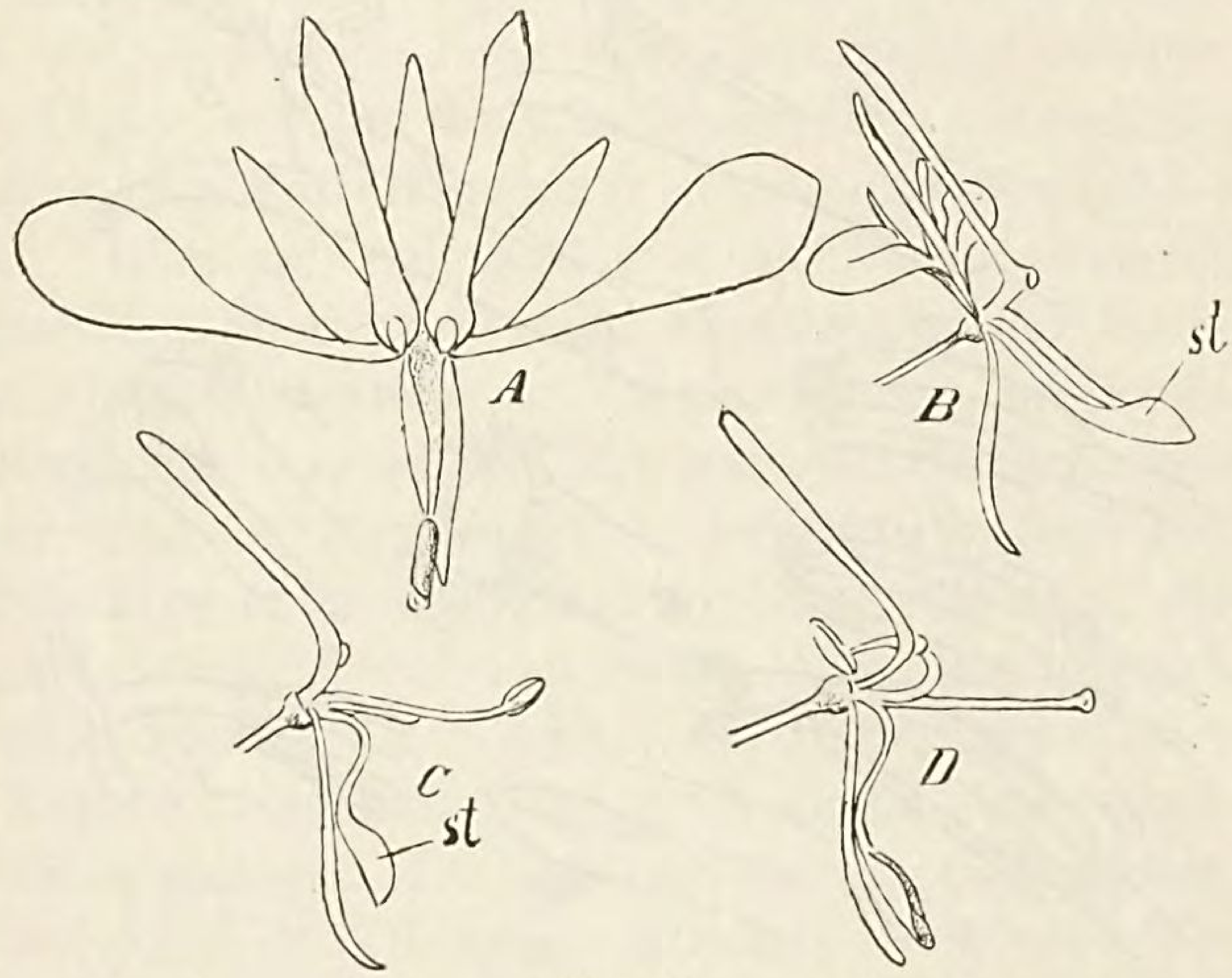


Fig. 17.

Blüteneinrichtung von *Lopezia coronata* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1866).

A. Frische Blüte von vorn, *st* Staminodium. — B Dieselbe von der Seite. — C. Junge Blüte von der Seite, nachdem das Staminodium durch Berührung zurückgeklappt und das Staubgefäfs aufwärts geschnellt ist. — D. Ältere Blüte von der Seite; das Staminodium zurückgeklappt, die Anthere auf den Fruchtknoten gebogen, der Griffel mit entwickelter Narbe. (In den letzten 3 Figuren sind einige Kelch- und Kronblätter fortgelassen.)

Die schon von Sprengel (s. S. 50) beschriebene Hebel-

vorrichtung der Salviablüten veranlasste Hildebrand zu einer neuen, gründlicheren Untersuchung, von der er bereits 1864 (Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Naturk. XXI, p. 54—56) einige Ergebnisse veröffentlichte; die ausführliche Arbeit (Über die Befruchtung der Salvia-Arten mit Hilfe von Insekten) erschien 1866 in Pringsheim's Jahrbüchern (Bd. IV, p. 451—477). Sie lieferte einen weiteren Beleg für die überraschende Vielgestaltigkeit, in welcher der Bestäubungsapparat bei nahe verwandten Pflanzenformen aufzutreten vermag, wie dies in ähnlicher Weise von Darwin bei Orchideen und von Delpino bei Asclepiadeen nachgewiesen war. Speziell bei *Salvia* tritt die Erscheinung hervor, dass bei der Gruppe von Arten mit eingeschlossenen Antheren in Bezug auf die gegenseitige Entfernung letzterer von der Narbe zwei Extreme entwickelt sind, die sich durch Zwischenglieder verbinden; es führt von denjenigen Arten, wie *S. pratensis*, *glutinosa* u. a., bei welchen diese Entfernung eine sehr grofse ist und Selbstbestäubung daher, abgesehen von der aufserdem vorhandenen Protandrie, unmöglich erscheint, eine Stufenreihe hinüber zu solchen Formen, bei denen der Abstand der beiderlei Geschlechtsorgane immer geringer wird, bis beide Teile sich wie bei *S. hirsuta* berühren und Selbstbestäubung eintritt. Bei den meisten Salvien mit beweglichen Konnektiven wirkt ferner der Druck

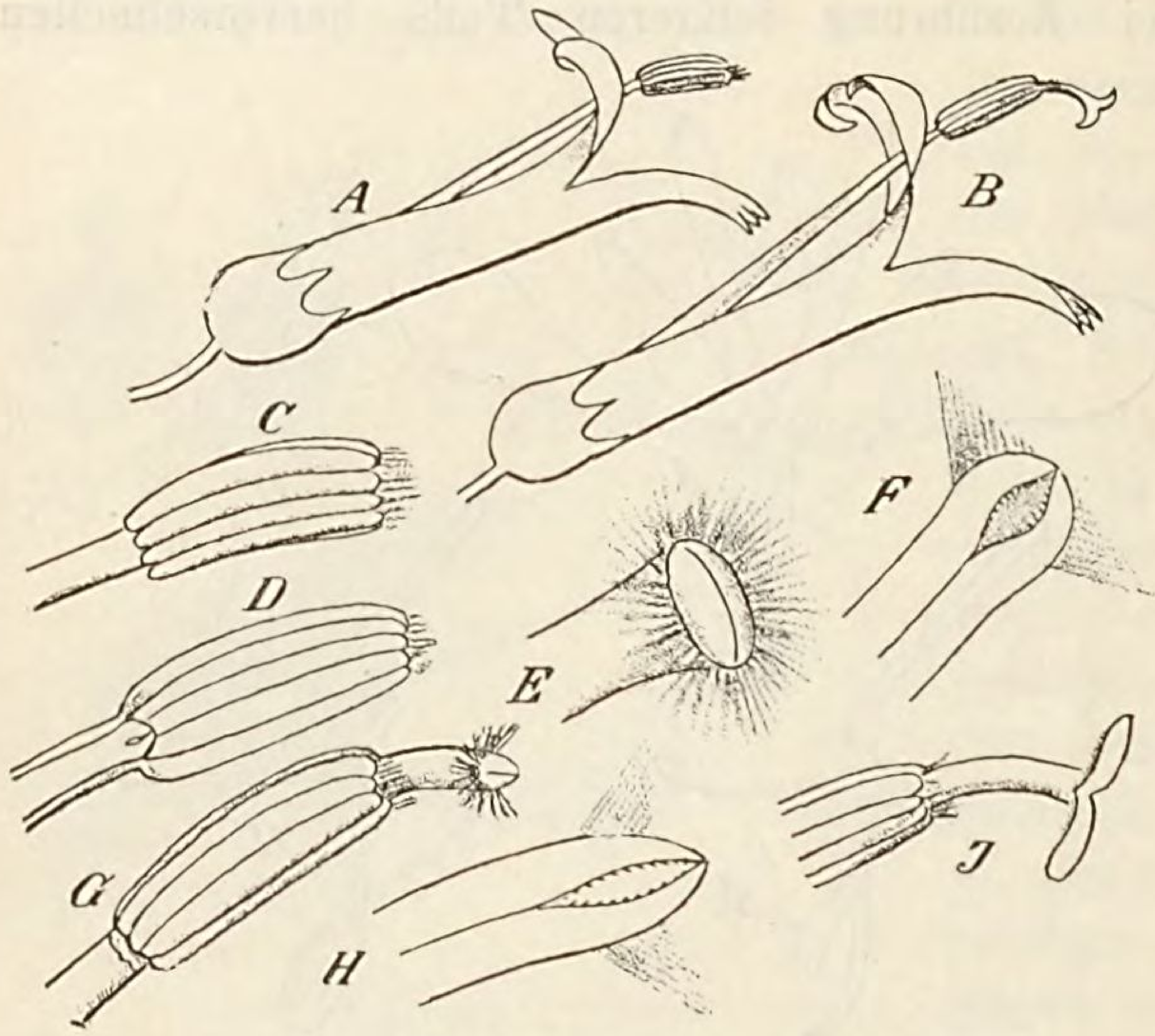


Fig. 18.

Blüteneinrichtung von *Siphocampylus bicolor* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1866).

A. Junge Blüte. — B. Ältere Blüte. — C. Antherencylinder aus einer jungen Blüte. — D. Derselbe aufgeschnitten. — E. Die Griffelspitze aus derselben Blüte. — F. Dieselbe aufgeschnitten. — G. Geschlechtsteile einer etwas älteren Blüte. — H. Die Griffelspitze derselben aufgeschnitten. — I. Geschlechtsteile auf dem letzten Punkte ihrer Entwickelung.

auf die den Blumeneingang verschliefsenden, unteren Konnektivlappen derart, dass die oberen Schenkel eine zum eindringenden Besucherkörper fast parallele Stellung einnehmen und infolge dessen die Antheren ihren Pollen auf der Rückenseite des Besuchers absetzen; nur bei *S. nutans* neigen sich ausnahmsweise die oberen Konnektivschenkel und mit ihnen die Antheren nur um etwa 45° nach vorn und könnten also den stofsenden Insektenkörper nicht berühren, wenn nicht in diesem Fall die Blüten zu hängenden Trauben angeordnet wären und sich also in umgekehrter Lage befänden, als bei den übrigen Arten; die Insekten setzen sich daher bei *S. nutans* auf die nach unten hängende Oberlippe und nehmen den Pollen mit der Leibesunterseite auf, wobei die eben erwähnte, geringere Vorwärtsneigung der Konnektivschenkel ausreichend wirkt. Hier hat sich also eine spezifische, nur für eine oder wenige Arten charakteristische Abweichung der biologischen Funktion eines Blütenteils in Zusammenhang mit einer Änderung der Inflorescenz ausgebildet. Auch Korrelation zwischen zwei verschiedenen Blütenorganen tritt z. B. bei *S. verticillata* ein, bei der die Antheren zwar in der Oberlippe eingeschlossen, die Konnektive aber unbeweglich sind und daher nicht durch Druck hervorbewegt werden können; hier ersetzt die Beweglichkeit der nach Art einer Kapuze zurückklappbaren Oberlippe den Hebelmechanismus der Staubgefäfse. Da aber der unter gewöhnlichen Verhältnissen dicht unter der Oberlippe liegende Griffel die Bewegung letzterer gehindert haben würde, liegt er in diesem Fall ausnahmsweise auf der Unterlippe. Bei der Gruppe der Salvia-Arten mit frei hervorragenden Antheren sind die Konnektive entweder beweglich wie bei *S. patens* u. a. oder fast unbeweglich wie bei *S. triangularis*; bei letzterer Art trägt aber (wie auch bei *S. nilotica*, die eingeschlossene Antheren hat) der untere Konnektivschenkel ebenfalls ein kleines Antherenfach mit entwickeltem Pollen, und das die Blüte besuchende Insekt muss zuerst die Antheren des oberen, dann die des unteren Konnektivschenkels berühren. Bei *S. tubiflora* endlich, deren Antheren und Narbe nahe bei einander aus der Blumenkrone hervorstehen, sind die Konnektive ebenfalls unbeweglich; ihre unteren Schenkel tragen aber keine Antheren, sondern haben die gewöhnliche Löffelgestalt und dienen nicht wie sonst zur Versperrung des Blüteneingangs, sondern erscheinen als nutzlose, dicht dem Rücken der Kronenröhre anliegende Anhänge. Den hier naheliegenden Gedanken,

diese bei den *Salvia*-Arten nach verschiedenen Richtungen hin ausgeprägten Variationen des Bestäubungsapparates zu einer genetischen Reihe zu verbinden und so zu einer Anschauung über die vermutliche Descendenz dieser Formen zu gelangen, hat Hildebrand nicht verfolgt; er begnügte sich vielmehr damit, die bei *Salvia pratensis* und anderen Arten hervortretende, extreme Ausbildung des Hebelapparates gleichsam als Modell auch für die Blüten der übrigen Arten anzunehmen und den Grad ihrer Abweichung von denselben im Einzelnen festzustellen. Jener Gedanke wurde erst von der späteren Blütenbiologie aufgenommen.

Bei mehreren *Salvia*-Arten stellte Hildebrand durch direkte Bestäubungsversuche die Wirkungsart des eigenen und fremden Pollens fest; so fand er z. B. *S. hirsuta* in Übereinstimmung mit ihrer Blüteneinrichtung selbstfertil, während die durch Proterandrie ausgezeichneten Arten meist auch fremden Pollen zur Bestäubung bedürfen; *S. patens* setzt trotz der benachbarten Stellung von Narbe und Antheren bei Insektenabschluss keinen Samen an. Ein ausgezeichnetes Beispiel einer Pflanze, die trotz ihres anscheinend auf Selbstbestäubung angelegten Blütenbaues wegen Unwirksamkeit des eigenen Pollens ausschliefslich auf Fremdbestäubung angewiesen ist, ist ferner *Corydalis cava*, an der Hildebrand (Über die Notwendigkeit der Insektenhilfe bei der Befruchtung von Corydalis cava. Pringsh. Jahrb. Bd. V., p. 359 bis 364. 1867) ebenfalls eine Reihe von Bestäubungsversuchen vornahm. Obgleich bei ihr, wie bei den anderen Fumariaceen, die Antheren dem Narbenkopf dicht anliegen, erfolgt doch keine Selbstbefruchtung; von 27 Blüten, die Hildebrand mit eigenem Pollen bestäubte, brachte keine einzige eine Fruchtkapsel, wenn auch Pollenschläuche in das Narbengewebe eindrangen. Dagegen trat reichliche Samenbildung ein, wenn eine Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen vorgenommen wurde; die Bestäubung einer Blüte mit Pollen aus anderen, dem gleichen Pflanzenstock angehörigen Blüten führte nur selten Befruchtung herbei. Andere Fumariaceen, wie besonders *Fumaria officinalis* und *capreolata* erwiesen sich bei Insektenabschluss vollkommen fertil.

Im Jahre 1867 beschrieb Hildebrand (Pringsheim's Jahrb. Bd. V., p. 343—58) auch die Kesselfalleneinrichtung von *Aristolochia Clematitis*, die in älterer Zeit von Sprengel (s. S. 34) eingehend untersucht worden war, und bestätigte u. a. die merkwürdige Funktion der Reusenhaare, die bei dieser Pflanze inner-

halb der Blumenröhre dicht über dem Eingang zur Erweiterung derselben (dem „Kessel" Sprengel's) angebracht sind. Während des ersten Blütenstadiums steht die Blüte aufrecht, und ihre mit der Spitze nach abwärts gerichteten, prallen Haare gestatten zwar das Hineinkriechen kleiner Fliegen und Mücken zum Kessel, verhindern aber das Entschlüpfen der Tiere. Wendet sich dann im zweiten Stadium die Blüte unter Öffnung ihrer Antheren nach abwärts, so schrumpfen die Haare ein, so dass die gefangenen Insekten nun mit Pollen beladen ins Freie gelangen können. Da die Narbe zu den Antheren sich in einer derartigen Stellung befindet, dass der Pollen weder bei aufrechter noch umgekehrter Lage der Blüte von selbst aus diesen auf jene gelangen kann, so hatte Sprengel angenommen, dass die in dem Kessel gefangenen Tierchen den Pollen von den Antheren auf die Narbe derselben Blüte schleppen könnten. Hildebrand zeigte nun, dass Sprengel dabei einen Umstand übersehen habe; die Narbe von Aristolochia ist nämlich nur während des ersten Blütenstadiums und des Geschlossenseins der Antheren empfängnisfähig (Proterogynie), weshalb in diesem Falle nicht Selbstbestäubung unter Insektenhilfe, sondern nur Fremdbestäubung stattfinden kann; die Insekten schlüpfen aus den älteren Blüten heraus, beladen sich dabei mit Pollen und setzen denselben an jüngeren, mit empfängnisfähigen Narben versehenen Blüten ab, deren Befruchtung sie sofort beim Eintritt in den Kessel vollziehen; in letzterem werden sie dann so lange festgehalten, bis sich die Antheren öffnen und Pollen ausstreuen, den die Insekten nach dem Einschrumpfen der Reusenhaare und so ermöglichter Befreiung aus dem Gefängnis wieder zu frischen Blüten überführen.

Aufser Hildebrand richteten gleichzeitig auch andere Forscher ihre Aufmerksamkeit auf besonders auffallende Blütenkonstruktionen, um dieselben nach den von Darwin entwickelten Gesichtspunkten zu erklären. So beschrieb Fritz Müller (Bot. Zeit. 1866, p. 128—133), der in Brasilien als begeisterter Anhänger der Theorie Darwin's zahlreiche neue Thatsachen zu ihrer Bestätigung auffand, u. a. eine Rubiacee (*Martha* oder *Posoqueria fragrans*, s. Fig. 19), deren längröhrige, weifse, am Grunde honiggefüllte und duftende Blumen mit einer überraschenden Explosionsvorrichtung versehen sind. Bei Berührung einer bestimmten Stelle der aus dem Blüteneingang hervorragenden Filamente wird der gesamte Pollen einer Blüte, der vorher zwischen den dicht ver-

einigten Staubbeuteln angesammelt ist, schussartig wie bei *Catasetum* auf gröfsere Entfernung fortgeschleudert, worauf durch das hierbei emporschnellende, untere Filament der Eingang zur Blumenröhre verschlossen wird. Erst nach 8—12 Stunden beginnt dasselbe langsam sich so zu stellen, dass der Blütenschlund wieder zugänglich wird. Der Nektar der *Posoqueria* kann nur von einem langrüssligen Falter ausgebeutet werden, der seine Rollzunge an einem der beiden Eingänge zwischen den oberen Staubfäden einführt, da letztere im übrigen den Blütenschlund völlig versperren; hierbei muss der Falter notwendigerweise die Stelle des Staubfadens be-

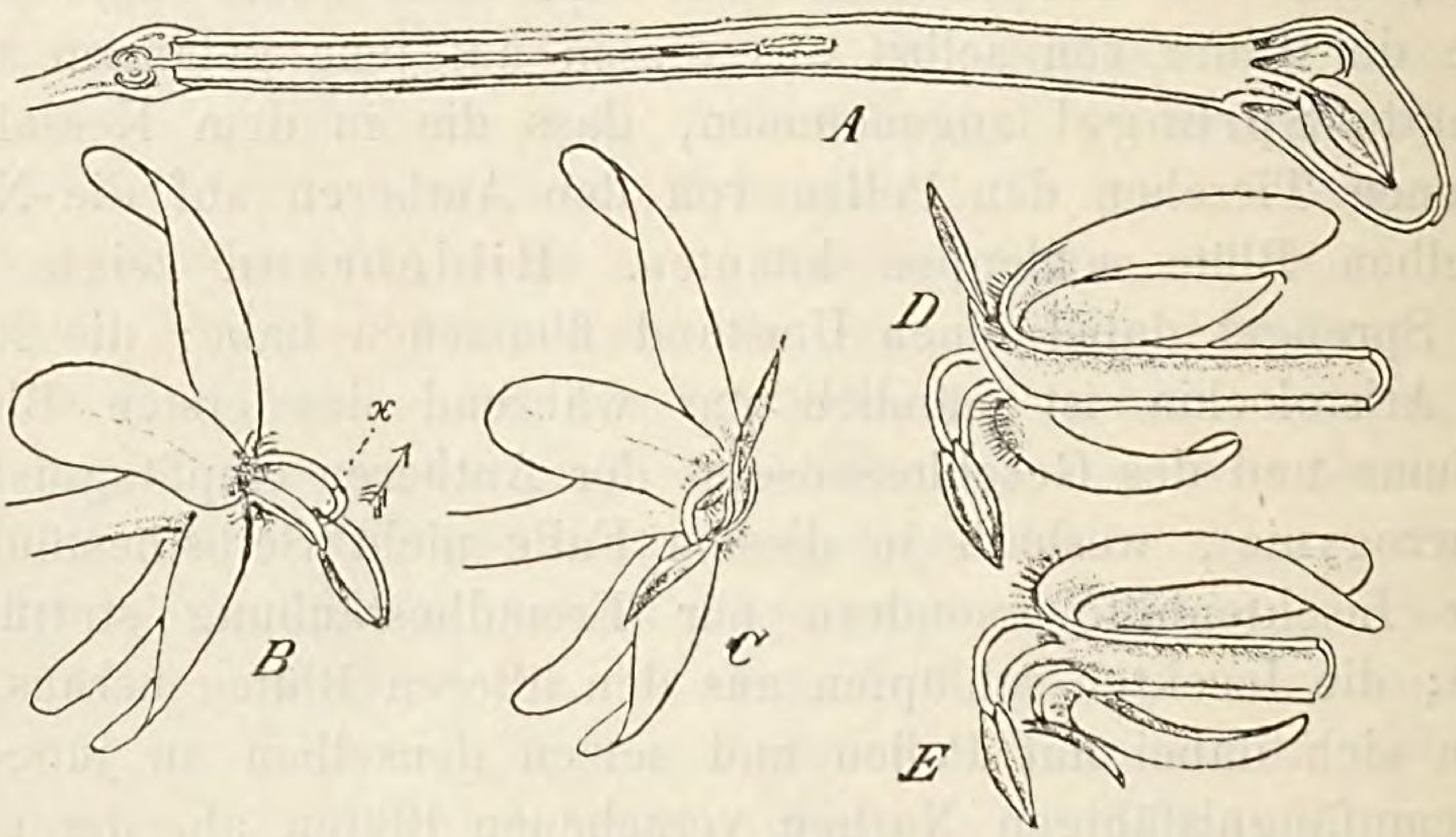


Fig. 19.
Explosionseinrichtung der Blüte von *Posoqueria fragrans* (nach Fritz Müller, Botan. Zeitung 1866).
A. Knospe der Länge nach durchschnitten. — B. Saum einer frisch geöffneten Blüte, *x* die Stelle, bei deren Berührung die Entladung erfolgt; der Pfeil zeigt die Richtung des Schusses. — C. Seitenansicht nach der Entladung. — D. Längsdurchschnittene Blüte kurz nach der Entladung. — E. Eine solche einen Tag nach der Entladung.

rühren, welche die Explosion auslöst; sein Rüssel wird dabei dicht mit Pollen bestreut, gleichzeitig wird ihm aber durch den emporschnellenden, oberen Staubfaden der Zutritt zur Blumenröhre und ihrem Nektar verschlossen. Infolge dessen ist Selbstbestäubung der Blüte verhindert, Fremdbestäubung dagegen dadurch ermöglicht, dass der Falter an älteren, wieder geöffneten Blüten sein mit Pollen behaftetes Saugorgan ohne Störung einführen und letzteren auf der haarigen, die ganze Breite der Blumenröhre sperrenden Narbe absetzen kann.

Eine sehr merkwürdige Blüteneinrichtung wurde durch Buchenau (Einige Notizen über Dichogamie etc. Bot. Zeit. 1867, p. 220 bis 222) von *Aspidistra elatior* beschrieben. Die erdständigen

Blüten dieser Smilacee bilden einen achtstrahligen Stern von trübgelber oder violetter Farbe, dessen schüsselförmige Hülle in seiner Tiefe 8 nur aus den schildförmigen Antheren bestehende Staubgefässe trägt; das hutpilzähnliche Pistill läuft oben in einen gerundeten Narbenkopf mit 4 Abschnitten aus. Das Eigenartige der Konstruktion besteht nun darin, dass dieser Narbenkopf ringsumher mit der Perigonröhre so dicht verklebt ist, dass ein Öffnen oder Auseinanderbiegen des Perigons ganz unmöglich erscheint, ohne gleichzeitig Stücke der Narbenscheibe herauszubrechen; nur an 4 Stellen biegen sich die Narbenränder nach oben und lassen so 4 kleine Thore frei. Die Staubgefäfse befinden sich in einer nach oben durch den Narbenkopf, nach den Seiten und unten vom Perigon völlig abgeschlossenen Höhlung und können ihren Pollen unmöglich auf mechanische Art auf der Narbe absetzen, da sich deren Papillen nur auf der Oberseite des Kopfes in dessen 4 Rinnen befinden; nach dem Öffnen der Antheren fällt der pulverartige Blütenstaub auf den inneren Boden des Perigons. Selbstbestäubung ist hier somit völlig ausgeschlossen; dieselbe tritt auch an kultivierten Pflanzen nicht ein, da dieselben niemals Früchte ansetzen. Aber auch die Art der Fremdbestäubung erscheint wegen des völligen Pollenverschlusses rätselhaft.*) Buchenau erhielt übrigens bei künstlicher Bestäubung der Narbe mit dem Pollen andrer Blüten einige wenige Früchte mit sehr langsam reifendem Samen. Die unbestäubten Blüten blieben bei *Aspidistra*, ähnlich wie bei Orchideen, lange Zeit frisch, während die bestäubten rasch abwelkten. Als Blütenkonstruktionen, die augenscheinlich auf Fremdbestäubung hinweisen, erwähnte Buchenau auch die von *Pinguicula* und *Utricularia*, deren morphologische Verhältnisse er in einem früheren Aufsatze (Morphologische Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeit. 1865, No. 8—12) beschrieben hatte. Zugleich erinnerte er an die mannigfachen Übergänge, die bei Acerineen zwischen monoklin-dichogamer und diklin - diöcischer Geschlechterverteilung vorkommen. (Vgl. Buchenau, Morphologische Bemerkungen über einige Acerineen. Bot. 1861, p. 269.) Endlich fallen in die uns beschäftigende

*) Später wurden von Delpino (Ulteriori osservazioni, P. I. Milano 1868—69, p. 8—11) die Öffnungen der oben erwähnten Thore mit Pollen beschmiert gefunden; auch sah er von ihnen einen Streifen von Pollen sich nach aussen ziehen — ein deutlicher Beweis für den Ein- und Austritt von Bestäubern, als welche Delpino kleine Mücken vermutet.

Periode auch blütenbiologische Mitteilungen Engler's über Saxifragaceen (Bot. Zeit. 1868, p. 833—842), der bei 38 Arten von *Saxifraga* Protandrie, dagegen bei *Bergenia*, *Mitella*, *Heuchera* und *Drummondia* Protogynie konstatierte; auch beschrieb er den Insektenbesuch einiger Arten von *Saxifraga*, sowie die gegen das Blütencentrum gerichteten Bewegungen der Staubgefäfse, die Treviranus unrichtigerweise als mit Selbstbefruchtung verbunden gedeutet hatte.

Kapitel IV.

Zusammenfassende Arbeiten aus den Jahren 1867 bis 1875.

Während in dem Zeitraum von 1862—1867 die blütenbiologische Forschung vorzugsweise damit beschäftigt war, infolge der ihr von Darwin gegebenen Impulse die Verhältnisse und Einrichtungen der Selbst- und Fremdbestäubnng teils durch Bestäubungsversuche, teils durch Untersuchung von Blütenkonstruktionen möglichst zahlreicher Pflanzen im Einzelnen festzustellen, trat seit 1867 auch das Streben nach Zusammenfassung der in zerstreuten Arbeiten niedergelegten Resultate mehr und mehr hervor. Das Hauptergebnis jener Spezialuntersuchungen, von denen der zunächst vorangehende Abschnitt einen zusammengedrängten Bericht gegeben hat, bestand in einer völligen Änderung der bisherigen Vorstellungen von der Blütenbestäubung. Während man früher nach einer allgemein verbreiteten Anschauung für Zwitterblumen Selbstbefruchtung, abgesehen von wenigen Ausnahmefällen, als Regel betrachtet und von diesem Standpunkte aus die Blütenkonstruktionen zu deuten versucht hatte, lagen jetzt zahlreiche und viel genauere Beobachtungen vor, die mit jener Annahme und den aus ihr abgeleiteten Schlussfolgerungen unvereinbar waren. Der Satz Darwin's, dass keine zwitterblütige Pflanzenart ohne Einbufse ihrer Lebensfähigkeit sich auf die Dauer vieler Generationen selbstbefruchten könne, erschien in höchstem Grade wahrscheinlich. Die Erscheinungen der Dichogamie und Heterostylie, die Sterilität bei Bestäubung mit eigenem Pollen und die gesteigerte Fruchtbarkeit bei Kreuzungen, die wunderbaren Einrichtungen der Orchideen und anderer Pflanzen, deren Blütenkonstruktion auf das Augenscheinlichste Selbstbestäubung verhindert, — alle diese Momente wiesen auf ein- und dasselbe biologische Grundgesetz hin, das schon von Kölreuter,

Sprengel und Knight am Ende des achtzehnten Jahrhunderts teilweise aufgedeckt, dann lange Zeit vergessen oder geläugnet und erst von Darwin in seiner vollen Tragweite gewürdigt war. Ausnahmen wie die Selbstbestäubung der kleistogamen Blüten schienen auch hier nur die Regel zu bestätigen, da neben ihnen immer auch offene, Fremdbestäubung ermöglichende Blüten an denselben oder anderen Pflanzenstöcken vorkommen. Auch andere Selbstbestäubungseinrichtungen, wie sie Darwin z. B. bei einigen Orchideen (*Ophrys apifera*, *Cephalanthera grandiflora*) und Hildebrand bei *Canna*, *Polygala*, *Calceolaria* u. a. nachgewiesen hatten, konnten nicht als stichhaltiger Einwurf gegen das Gesetz betrachtet werden, da auch hier neben der Selbstbestäubung Fremdbestäubung entweder notwendig oder doch möglich ist. Fällen, in denen Pflanzenarten wie *Fumaria officinalis*, *Salvia hirsuta* u. a. fortgesetzt und mit Erfolg sich selbst befruchten, stehen andere bei verwandten Spezies auftretende Vorkommnisse gegenüber, bei denen die Selbstbefruchtung entweder durch Unwirksamkeit des eigenen Pollens (*Corydalis cava*) oder durch die Art der Blütenkonstruktion verhindert wird, so dass auch bei jenen autogamen Pflanzen ein Akt der Selbsterhaltung angenommen werden kann, der sie unter besonderen Lebensumständen, z. B. bei fortdauernd ausbleibendem Insektenbesuch oder abnormer Ernährung durch Kultur u. dgl. zur Abweichung von der sonst vorteilhafteren Art der Fortpflanzung genötigt hat. Trotzdem blieb die thatsächlich vorkommende Autogamie ein Haupteinwurf, den einzelne Gegner Darwin's, wie G. Henslow und T. Meehan, gegen sein Gesetz mit Hartnäckigkeit vorbrachten, ohne damit das Wesen der Sache zu treffen; denn eine in zahlreichen Fällen eintretende Selbstbefruchtung wird in dem erwähnten Satze Darwins überhaupt nicht bestritten.

Neben Untersuchungen, die durch Darwin's Arbeiten über Heterostylie und die Vorteile der Kreuzung angeregt wurden, war durch sein Orchideenwerk ein ganz neuer Zweig der Blütenbiologie ins Leben getreten, dessen Umrisse einst von Sprengel vorahnend entworfen waren; allein dieser geniale Forscher hatte wegen seines teleologischen Standpunktes seine Theorie nicht auf einer streng wissenschaftlichen Grundlage aufzubauen verstanden. Wir bezeichnen das von der neuen Forschungsrichtung gestellte Problem als das der Korrelation zwischen den Blumen und ihren Bestäubern und verstehen darunter die zuerst von

Darwin, Delpino, Hildebrand, Fritz und Hermann Müller in umfassenderer Weise nachgewiesene Erscheinung, dass gewisse Konstruktionen und Lebenseigentümlichkeiten der Blüten mit bestimmten morphologischen und biologischen Eigenschaften ihrer gewohnheitsmäfsigen Besucher, wie vor allem der Insekten, in augenscheinlichem Zusammenhange stehen, so dass nicht nur die Bestäubungsmechanismen ganzer Reihen von Blüten nur durch entsprechend organisierte Besucher wie z. B. langrüsslige Bienen oder Falter ausgelöst und in Funktion gesetzt werden können, sondern auch innerhalb eines verwandten Kreises von Blütenformen die Abänderung eines bestimmten Konstruktionsteils einer Blüte in deutlicher Beziehung zu einer entsprechend veränderten morphologischen oder biologischen Eigenschaft ihrer Bestäuber steht. Beispiele für eine derartige Verknüpfung waren bisher besonders von Delpino bei den Asclepiadeen und von Hildebrand bei den Arten von *Salvia* nachgewiesen. Es handelte sich aber jetzt um Neubegründung der Blumentheorie, welche, um exakt zu sein, zunächst das ganze Reich der Phanerogamen umspannen und von einer Analyse sämtlicher thatsächlich vorhandenen Blumeneinrichtungen ausgehen musste. Eine derartig umfassende Aufgabe, bei der aufserdem mancherlei zoologische, auf die Biologie der Blumenbesucher gerichtete Fragen zu lösen waren, konnte nur allmählich und schrittweise vorwärts kommen.

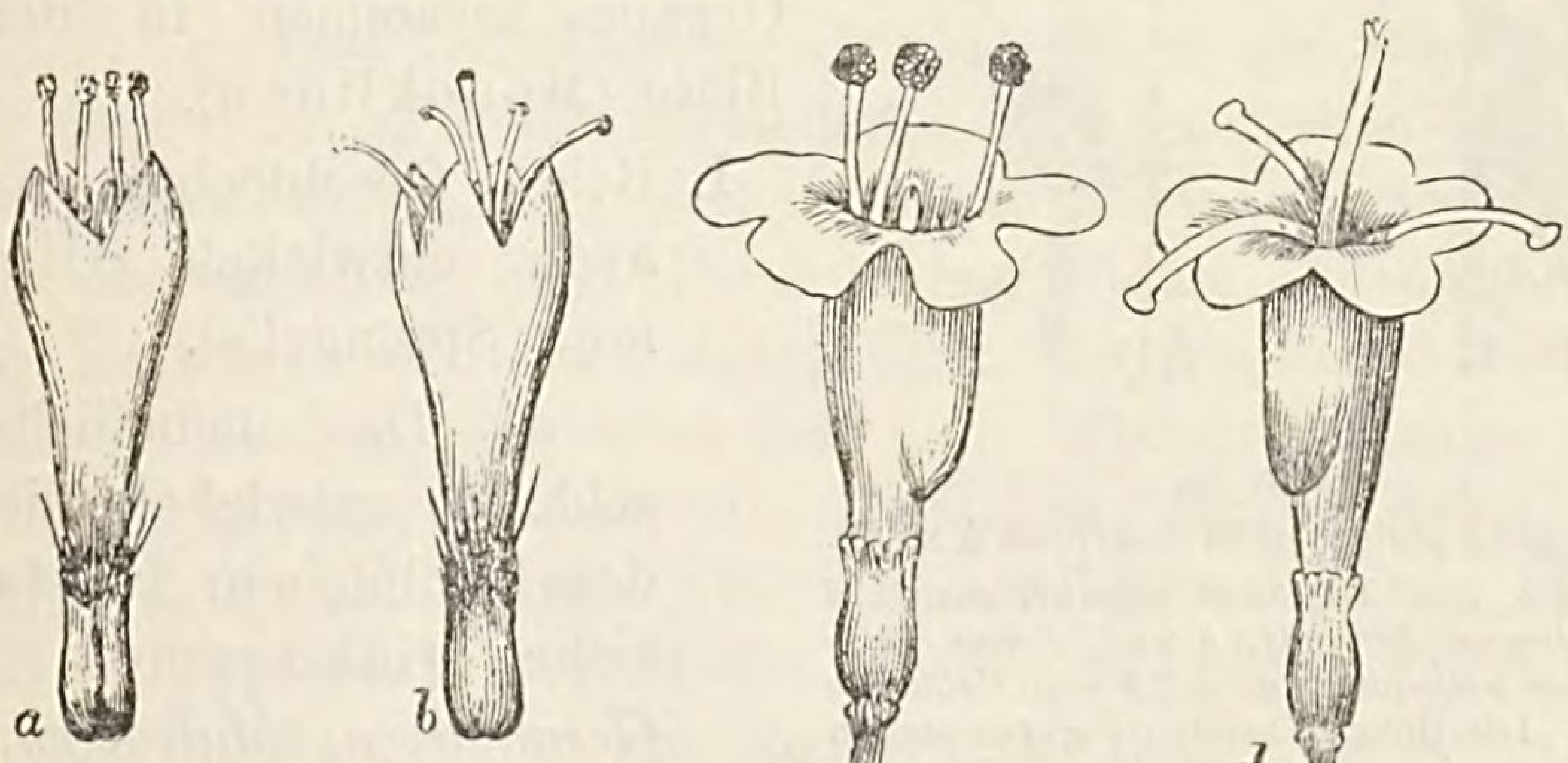


Fig. 20.

Dichogame protandrische Blüten (nach Axell)
a und *b* von *Knautia arvensis*, *c* und *d* von *Valeriana officinalis*. *a* und *c* stellen die Blüte im ersten männlichen Stadium, *b* und *d* im zweiten weiblichen Zustande dar.

Einen ersten, bedeutsamen Schritt in genannter Richtung machte Hildebrand in seiner Schrift: Die Geschlechterverteilung

bei den Pflanzen (Leipzig 1867), in der die bis dahin bekannt gewordenen Sexual- und Bestäubungseinrichtungen in folgender Weise klassifiziert und erläutert werden.

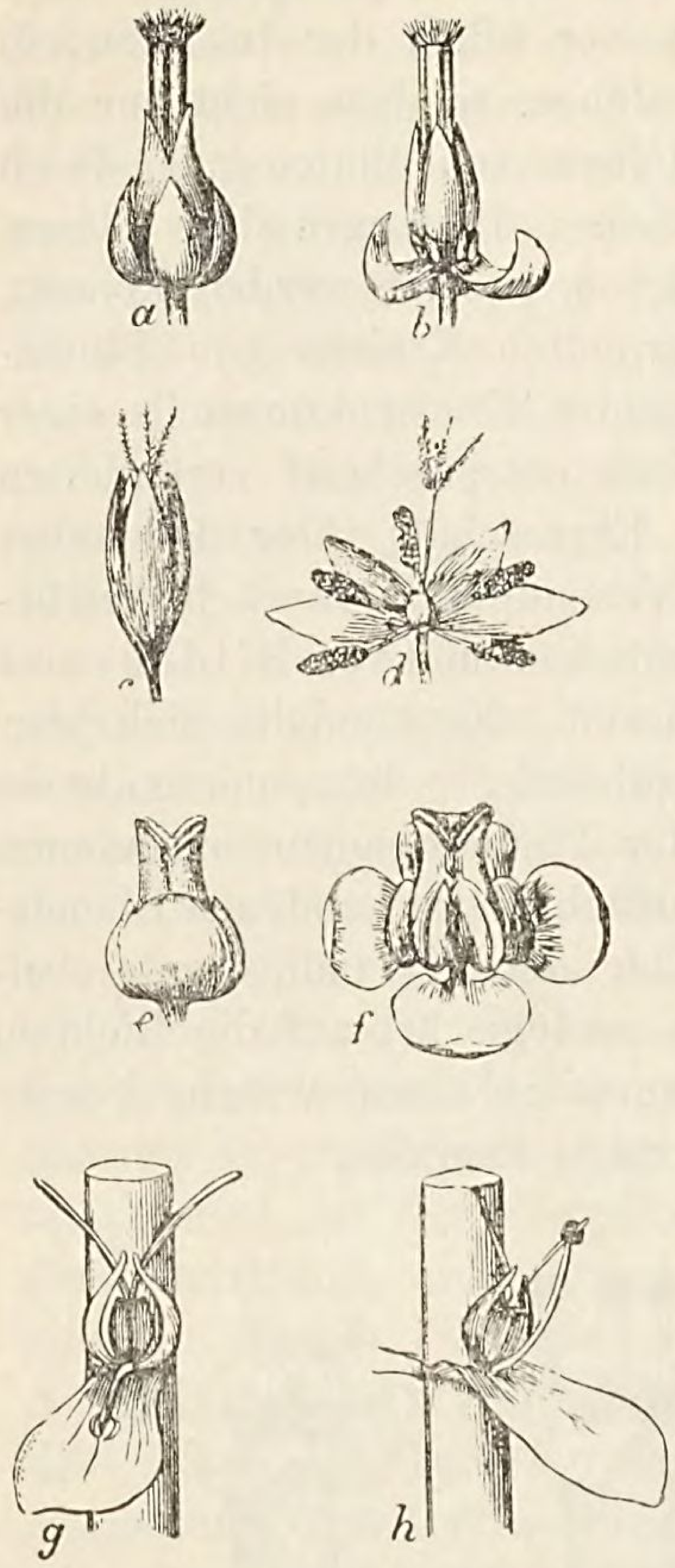


Fig. 21.
Dichogame protogyne Blüten (nach Axell). *a* und *b* von *Triglochin palustre*, *c* und *d* von *Juncus filiformis*, *e* und *f* von *Potamogeton perfoliatus*, *g* und *h* von *Callitriche verna*. Die links stehenden Figuren stellen die Blüten im ersten weiblichen, die rechts stehenden im darauffolgenden männlichen Zustande dar.

A. Männliche und weibliche Organe getrennt in verschiedenen Blüten (Diklinen).

Hierher gehören aufser den Diöcisten und Monöcisten zahlreiche polygame Pflanzen, bei denen neben zwittrigen Blüten auch eingeschlechtige (z. B. bei *Veratrum album* männliche, bei *Thymus Serpyllum* weibliche, bei *Fraxinus excelsior* und *Saponaria ocymoides* weibliche und männliche Blüten) auf demselben oder verschiedenen Stöcken auftreten. Die Bestäubung muss bei den Diklinen angesichts der Unmöglichkeit von Selbstbestäubung durch den Wind oder durch Insekten vermittelt werden.

B. Männliche und weibliche Organe zusammen in derselben Blüte (Monoklinen).

I. Beide Geschlechter nacheinander entwickelt (Dichogamen Sprengel's).

a) Das männliche Geschlecht entwickelt sich vor dem weiblichen: Protandrische Dichogamen. (Viele *Geraniaceen*, *Malvaceen*, *Onagraceen*, *Balsamineen*, *Umbelliferen*, *Kompositen*, *Kampanulaceen*, *Lobeliaceen*, *Knautia*, *Valeriana* s. Fig. 20).

b) Das weibliche Geschlecht entwickelt sich vor dem männlichen: Protogynische Dichogamen (*Scrophularia nodosa*, *Euphorbia Cyparissias*, nach Hildebrand auch *Man-*

dragora, *Scopolia*, Arten von *Helleborus*, *Globularia*, *Wulfenia*, *Lonicera*, *Plantago*, *Parietaria*, mehrere Gramineen, sowie nach Axell auch *Triglochin*, Arten von *Juncus*, *Potamogeton*, *Callitriche* s. Fig. 21). Bei manchen Dichogamen, z. B. bei *Parietaria* tritt schon vor völliger Öffnung der Blüte und dem Aufspringen der Antheren ein Vertrocknen der Narbe ein, so dass Selbstbestäubung völlig verhindert wird.

Häufig ist die Dichogamie mit Bewegungen der Staubgefäfse und Griffel verbunden, durch welche sich z. B. die Antheren der einen Blüte an dieselbe Stelle begeben, wo in der anderen die Narben stehen. Bisweilen verkümmern an den allerersten oder allerletzten Blüten der Dichogamen diejenigen Geschlechtsorgane, die wegen Nichtvorhandenseins des anderen Geschlechts funktionslos geworden sind (z. B. die weiblichen Organe bei den letzten Blüten der protandrischen Umbelliferen oder bei den ersten Blüten der protogynen *Euphorbia*-Arten u. a.). Die Dichogamen erscheinen in biologischer Hinsicht als mehr oder minder ausgeprägte Diklinen.

II. Beide Geschlechter zugleich entwickelt (Nichtdichogamen). Sie bilden die Minderzahl unter den Monoklinen und haben entweder offene oder geschlossene Blüten.

a) Blüten sich öffnend (später von Axell als chasmogam bezeichnet).

a¹) Antheren von der Narbe entfernt.

α) Das Verhältnis der Griffellänge zu der Staubgefäfslänge ist an den verschiedenen Pflanzenstöcken ein- und derselben Art verschieden: Heterostylie. Dabei treten entweder zwei Formen von Blüten (Dimorphismus Darwin's), die einen langgrifflig, die andern kurzgrifflig (*Primula*, *Linum*, *Pulmonaria* u. a.) oder drei Formen (Trimorphismus von *Lythrum*, *Oxalis*) auf. Der Funktion nach sind die heterostylen Pflanzen mehr oder weniger diklin.

β) Das Verhältnis der Griffel- und Staubgefäfslänge ist in allen Blüten ein- und derselben Art gleich.

α¹) Geschlechtsorgane während der Blütezeit in ihrer gegenseitigen Lage sich ändernd (Bewegungsdichogamen). Solche Bewegungen, die z. B. bei Arten von *Salvia* und *Veronica*, bei vielen *Kruciferen* (unter Drehung der Filamente, so dass die aufgesprungenen Beutel sich von der Narbe abwenden), bei *Anoda*

hastata u. a. vorkommen, erleichtern die Fremdbestäubung.

β[1]) Geschlechtsorgane während der Blütezeit in ein- und derselben Lage.

1. Insektenhilfe zur Bestäubung notwendig, Selbstbestäubung durch Insekten nicht möglich oder doch sehr erschwert.

Dieser Fall tritt bei zahlreichen *Orchideen* ein, bei denen die Pollinien von den Insekten erst beim Verlassen der Blüte aus ihren Behältern herausgerissen werden, so dass Selbstbestäubung nicht eintreten kann. Auch die eigentümliche Blütenkonstruktion von *Viola tricolor* macht Selbstbestäubung unmöglich.

2. Insektenhilfe zur Bestäubung notwendig, Selbstbestäubung durch Insekten möglich. Hierher gehört die Bestäubungseinrichtung von *Asclepias Cornuti*, bei der die Übertragung der Pollinien auf die Narbe derselben Blüte nicht ausgeschlossen ist, desgl. die von *Iris, Pedicularis, Vinca, Heliotropium, Crocus*, viele aufrechte Blüten, deren Narben über den Staubgefäfsen stehen, sowie hängende Blumen mit Griffeln, die kürzer als die Stamina sind, viele Labiaten und Papilionaceen (*Medicago, Indigofera, Cytisus*), deren Geschlechtsteile zwar einander sehr nahe stehen, deren Narben aber meist erst durch Insekten den Pollen aufnehmen. Im Allgemeinen tritt bei dieser Gruppe das Gesetz der vermiedenen Selbstbestäubung zurück, die Fremdbestäubung wird jedoch offenbar durch besondere Einrichtungen bevorzugt.

3. Insektenhilfe zur Bestäubung nicht nötig.

Diese verhältnismäfsig nur kleine Abteilung enthält Pflanzen, in deren Blüten bei aufrechter Lage derselben die Antheren oberhalb der Narbe stehen (*Vitis, Chenopodium*) oder bei hängender Stellung die Griffel länger sind als die Staubgefäfse (*Fritillaria, Convallaria*). In manchen Fällen ist das Herabfallen des Pollens auf die Narbe erschwert oder unmöglich; auch werden alle hierhergehörigen Blüten von Insekten besucht und gekreuzt, so dass kein Fall mit ausschliefslicher Selbstbestäubung vorliegt.

b[1]) Antheren der Narbe anliegend.

In diese Abteilung sind früher fälschlich zahlreiche *Lobeliaceen*, *Kampanulaceen* und *Kompositen* gebracht worden, bei denen sich die Antheren schon in der Knospe öffnen, die aber wegen protandrischer Dichogamie nicht hierhergehören. Auch bei vielen *Labiaten* und *Leguminosen*, bei denen die Geschlechtsorgane sich in ziemlicher Nähe befinden, tritt trotzdem nachweislich keine Selbstbestäubung ein. Nach Ausscheidung dieser Fälle bleibt nur eine geringe Zahl von Blüten übrig, bei denen Selbstbestäubung unvermeidlich ist, wobei jedoch entweder keine Selbstbefruchtung (z. B. bei *Corydalis cava*) oder auch wirklich Selbstbefruchtung erfolgt (z. B. bei *Fumaria*, *Canna*, *Salvia hirsuta*, *Linum usitatissimum*, *Draba verna*, *Brassica Rapa*, *Oxalis micrantha* und *sensitiva*, *Ophrys apifera*, *Cephalanthera grandiflora*, Arten von *Citrus*, die zwar reichliche Früchte, aber meist verkümmerte oder taube Samen ansetzen). Auch bei allen Blüten dieser Abteilung ist die Möglichkeit der Fremdbestäubung nicht ausgeschlossen.

b) Nie sich öffnende Blüten (von Kuhn als kleistogam bezeichnet).

Derartige Blüten treten z. B. bei Arten von *Oxalis*, *Viola*, *Impatiens*, bei *Specularia perfoliata*, *Lamium amplexicaule* u. a.) auf (vergl. oben p. 101 u. 113). Eine zweite Gruppe hierhergehöriger Pflanzen (*Ranunculus aquatilis*, *Alisma natans*, *Subularia aquatica* u. a.) entwickelt unter Wasser geschlossen bleibende Blüten, die sich selbst befruchten. In allen Fällen kommen neben den kleistogamen Blüten auf denselben oder anderen Pflanzenstöcken auch offene Blüten vor. Auch für *Oryza clandestina*, deren offene Blüten Hildebrand nicht kannte, gab P. Ascherson (Bot. Zeit. 1864, p. 350) das Vorkommen von Blüten an, die aus den sonst geschlossenen Scheiden heraustraten und reichlich Frucht ansetzten. Keinesfalls begründet die Kleistogamie einen Einwurf gegen das Gesetz der vermiedenen Selbstbefruchtung.

Hildebrand schliefst seine Schrift mit folgenden allgemeinen Sätzen (p. 81—82):

1. „Die Einrichtungen in den meisten Blüten sind derartig, dass keine Selbstbestäubung stattfindet, sondern eine Übertragung des Pollens von Blüte zu Blüte bewerkstelligt wird.

2. Zu dieser Übertragung sind in den meisten Fällen die Insekten notwendig.
3. Aus der verhinderten Selbstbestäubung geht notwendig die verhinderte Selbstbefruchtung hervor.
4. In den Fällen, wo eine Selbstbestäubung möglich oder sogar unvermeidlich ist, wird dadurch die Möglichkeit der Fremdbestäubung der Blüten meistenteils nicht ausgeschlossen.
5. Auch in diesen Fällen sind die Insekten thätig und bewerkstelligen die Fremdbestäubung der Blüten.
6. Es giebt wahrscheinlich keine Blütenpflanze, bei der die Fremdbestäubung, wenigstens bei einem Teile ihrer Blüten unmöglich wäre, die stetige Selbstbestäubung allein möglich — daher keine Blütenpflanze, welche einen Gegenbeweis liefert gegen das Gesetz der vermiedenen, stetigen Selbstbestäubung und Selbstbefruchtung.
7. Durch Experimente sind Fälle bewiesen, wo bei unvermeidlicher oder künstlich erzeugter Selbstbestäubung doch keine Selbstbefruchtung eintritt oder, wenn dies der Fall, doch der Samenertrag ein geringerer ist, als bei der Fremdbestäubung: eine Thatsache, welche dem ebengenannten Gesetze entspricht.
8. Es lässt sich eine Stufenleiter aufstellen, ausgehend von solchen Fällen, wo Selbstbestäubung und daher auch Selbstbefruchtung durchaus unmöglich, bis zu solchen, wo sie zwar möglich, auch thatsächlich, aber nicht ohne Ausschluss der Möglichkeit einer Fremdbestäubung der Blüten.
9. Die Form der Geschlechterverteilung und der Befruchtungsart kehrt sich nicht immer an die morphologische Verwandtschaft der Blüten; es sind bei einzelnen Familien alle Glieder in den geschlechtlichen Verhältnissen gleich; andere Familien giebt es hingegen, sogar selbst Gattungen, die in ihren Arten in der genannten Beziehung durchaus von einander abweichen. Die geschlechtlichen Verhältnisse haben sich also nicht in gleichem Schritte und in gleicher Weise wie die morphologischen Verhältnisse bei der Umwandlung und Fortbildung der Blütenpflanzen entwickelt."

Zuletzt weist Hildebrand auf die Notwendigkeit von Experimenten hin, welche die Frage zu lösen suchen müssen, inwiefern eine durch zahlreiche Generationen fortgesetzte Selbst-

befruchtung auf die Nachkommenschaft einen von dem der Fremdbefruchtung verschiedenen Einfluss erkennen lässt. Diese Frage werden wir später durch Darwin in mustergiltiger Weise beantwortet sehen.

Die Arbeit Hildebrand's über die Geschlechterverteilung hatte auf die weitere Ausbildung der Blütenbiologie einen grofsen Einfluss, da sie zum erstenmale die neuen Anschauungen in zusammenfassender und scharf formulierter Weise vortrug. Eine ihrer Bedeutung entsprechende Kritik wurde ihr durch Delpino (Sull' opera „La distribuzione dei sessi nelle piante" del Prof. F. Hildebrand. Atti d. Soc. Ital. di sc. nat. Vol. V. Fasc. 3, 1867) zu teil.

Zwei Jahre später erschien in schwedischer Sprache eine Schrift mit ähnlicher Tendenz von Severin Axell (Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning. Stockholm 1869), in der die Abhängigkeit der Selbst- und Fremdbestäubung von der Art der Geschlechterverteilung und der Blütenkonstruktion einen in mancher Hinsicht noch durchsichtigeren, aber auch mehr theoretisch gefärbten Ausdruck fand als in der Abhandlung Hildebrand's. Nach einer kurzen, historischen Einleitung (p. 1—9) wendet sich der Autor zunächst zu einer Zusammenstellung der morphologischen Blüteneinrichtungen, die mit der Bestäubung zusammenhängen, geht dann auf die physiologische Bedeutung der Geschlechterverteilung näher ein und schliefst mit einer systematischen, nach Familien geordneten Übersicht derjenigen blütenbiologischen Eigentümlichkeiten, die ihm an den in Schweden einheimischen Phanerogamen bekannt geworden. Vielfach fügt er an das schon Bekannte eigene Beobachtungen und Begriffsbestimmungen, wie z. B. über umgestaltete und nichtumgestaltete, kleistogame Blüten, über die bei Insektenabschluss von ihm beobachtete Selbstbefruchtung von *Prunella vulgaris*, *Galeopsis versicolor*, *Cerastium vulgatum*, *Epilobium alpinum*, über die Protogynie von *Potamogeton*, *Callitriche verna*, *Luzula*, *Cyperaceen* und *Gramineen*, über die Bestäubungseinrichtung von *Pinguicula* u. a. Unter Herkogamie, die er bei letztgenannter Pflanze näher erläuterte, verstand er eine Blumeneinrichtung, bei der durch den Bau der Geschlechtsorgane und der ganzen Blüte homokline Bestäubung (d. h. Bestäubung mit eigenem Pollen) verhindert wird; auch bezeichnete er den Gegensatz zur Kleistogamie als Chasmogamie. Als Zusammenfassung für den ersten Teil seiner Schrift giebt er folgende lehrreiche Übersicht:

Phanerogame Blüten.

Heterokline Bestäubung			Homokline Bestäubung
	A. Zwittrige Blüten		möglich (A. bis d)
unmöglich	I. Kleistogame Blüten		notwendig
möglich (II. bis d): nicht notwendig (II. bis b)	II. Chasmogame Blüten		nicht verhindert (II. bis b); nicht notwendig (II. bis d)
mit homokliner gleichgestellt (a)	a) Homostyle Blüten		mit heterokliner gleichgestellt (a)
	α. Reife Narbe von eigenem Pollen umgeben	immer eintretend	
	β. Reife Narbe nicht von eigenem Pollen umgeben	nicht immer eintretend	
befördert	b) Heterostyle Blüten		erschwert
notwendig (c, d, B.)	c) Dichogame Blüten		verhindert (c, d)
	d) Herkogame Blüten		
	B. Getrenntgeschlechtige Blüten		unmöglich.

In physiologischer (biologischer) Hinsicht unterscheidet Axell:

A. Blüten, die mit Hilfe eines äufseren Agens bestäubt werden (Chasmogame Blüten.)

I. Durch den Wind bestäubt (Anemophile Blüten.)

II. Durch Insekten bestäubt (Entomophile Blüten.)

α) Homokline Bestäubung ist verhindert:

1. Durch Diklinie: Zu jeder Bestäubung sind zwei Insektenbesuche erforderlich.
2. Durch Dichogamie: Zu jeder Bestäubung sind zwei Insektenbesuche notwendig.
3. Durch Herkogamie: Für jede Bestäubung genügt ein einmaliger Insektenbesuch.*)

β) Homokline Bestäubung ist nicht verhindert. Für jede Bestäubung genügt ein einmaliger Insektenbesuch.

1. Bei Heterostylie.
2. Bei Homostylie.

B. Blüten, die ohne Hilfe eines äufseren Agens bestäubt werden (Kleistogame Blüten.)

*) Axell nimmt dies an, weil an derartigen Blüten das Insekt während desselben Besuches sowohl neuen Pollen aufladet als auch den mitgebrachten auf der Narbe absetzt. Die von dem Insekt zu leistende Arbeit ist trotzdem dieselbe, ob es z. B. bei einer herkogamen Pflanze den Pollen von einer Blüte zur andern trägt oder bei einer dichogamen von einer Blüte des männlichen Stadiums auf eine weibliche fliegt.

Axell fasst die Ergebnisse seiner Arbeit in folgender Weise zusammen. „Die Phanerogamen sind im normalen Falle mit offenen (chasmogamen) Blüten versehen, die daher mit denen anderer Individuen gekreuzt werden können. Die dabei wirksamen Agentien sind der Wind oder Insekten. Wenn die Möglichkeit für Befruchtung mit fremdem Pollen ausgeschlossen ist, erhalten die Phanerogamen Blüten, die sich nicht öffnen (kleistogame Bl.); sie befruchten dann sich selbst innerhalb der geschlossenen Blütenhülle. Bei den chasmogamen Blüten ist die homokline Bestäubung teils unmöglich (Diklinie), teils verhindert (Dicho- und Herkogamie), teils erschwert (Heterostylie), teils nicht erschwert (Homostylie); heterokline Bestäubung ist bei allen in gleichem Grade möglich. Fremder Pollen überwiegt in seiner befruchtenden Wirkung über den eigenen; Kreuzung mit einem anderen Individuum ist daher bei allen die gewöhnliche Art der geschlechtlichen Fortpflanzung. Befruchtung mit fremdem Pollen ist auch vorteilhafter als die mit eigenem Pollen. Die Gewächse, deren geschlechtliche Fortpflanzung besser gesichert ist, und bei denen sie mit gröſserer Ersparnis von Material, Raum und Zeit geschieht, stellen wir in sexueller Hinsicht höher. Die Sicherheit für geschlechtliche Fortpflanzung steigert sich von Anemophilie zu Entomophilie, bei den anemophilen Pflanzen von Diöcie, Monöcie zu Protogynie, bei den entomophilen Gewächsen von Diöcie, Monöcie, Proterandrie, Herkogamie, Heterostylie bis zu Homostylie. Die Ersparnis von Material, Raum und Zeit steigert sich in derselben Ordnung. Wir sehen daher, dass die Entwickelung der Einrichtungen für sexuelle Verbindung bei den Phanerogamen in der nämlichen Richtung fortgeschritten ist und noch fortschreitet."

Besonders in den letzten Sätzen Axell's spricht sich eine Ansicht aus, die dem Standpunkt Hildebrand's geradezu entgegengesetzt ist. Während jener den Pflanzen eine stufenmäſsig sich steigernde Tendenz zur Vermeidung der Selbstbefruchtung zuschreibt, sucht Axell den Fortschritt der sexuellen Einrichtungen in der Richtung gesteigerter Sicherheit derselben, die zugleich mit einem geringeren Arbeitsaufwande seitens der Pflanze erreichbar sei. Das der Natur bei den Bestäubungseinrichtungen vorschwebende Ideal wäre nach dieser Anschauung die Kleistogamie, welche die gröſstmögliche Sicherung der Fortpflanzung mit gröſster Ersparnis von Material, Raum und Zeit verbindet, während sie vom entgegengesetzten Standpunkt aus nur als ein ausnahmsweiser

Notbehelf angesehen werden kann. Man sieht, wie leicht man auf diesem spekulativen Gebiete zu widersprechenden Schlussfolgerungen gelangt. In thatsächlicher Hinsicht ist darauf hinzuweisen, dass Axell unrichtigerweise das Vorkommen von Protogynie bei insektenblütigen Pflanzen bezweifelt (vergl. H. Müller, Befruchtung der Blumen, p. 18) und dieser Einrichtung daher nicht die ihr zukommende, mit Proterandrie gleichwertige Stellung giebt.

Eine der umfassendsten und geistreichsten Arbeiten, welche die blütenbiologische Litteratur der in Rede stehenden Zeitperiode aufzuweisen hat, ist das Werk Delpino's: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. (Estratto dagli Atti d. Soc. Ital. di Milano, Vol. XI—XIII), dessen erster Teil 1868—1869 erschien. Delpino verfolgte darin den Plan, die unendliche Menge der existierenden Blüteneinrichtungen, die auf Fremdbestäubung („dicogamia" nach seiner Ausdrucksweise) abzielen, von einem einheitlichen Standpunkt aus vergleichend zu untersuchen und sie nach biologischer Verwandtschaft gruppenweise zu Typen zusammenzufassen. Der erste Teil beschäftigt sich ausschliefslich mit speziellen Blütenorganisationen — von *Koniferen*, *Aspidistra*, *Arum italicum*, *Magnolia*, *Aristolochiaceen*, *Rafflesiaceen*, *Leguminosen*, *Kampanulaceen*, *Goodenovieen*, *Brunoniaceen*, *Stylidieen*, *Cyphiaceen*, *Lobeliaceen*, *Kompositen*, *Dipsaceen*, *Valerianaceen*, *Scrophulariaceen* wie *Browallia elata*, *Orobancheen*, *Akanthaceen*, *Labiaten*, *Gesneriaceen*, *Euphorbia helioscopia*, *Karyophyllaceen*, *Saxifragaceen*, *Gentianeen*, *Fritillaria*, *Parnassia*, *Kalmia*, *Diosmeen*, *Epacris*, *Passiflora*, *Borrago*, *Orchideen*, *Proteaceen*, *Irideen*, *Polygala myrtifolia*, *Sapindaceen* und *Marcgraviaceen*.

Von aufserordentlicher Bedeutung waren die Aufschlüsse, die das Werk Delpino's über die blütenbiologischen Beziehungen nahverwandter Pflanzenfamilien, wie z. B. der verschiedenen Gruppen der *Leguminosen* gab. Die Unterscheidung von 4 Haupttypen der Bestäubungseinrichtung bei den *Papilionaceen* (Pumpeneinrichtung, Explosionsapparat, Bürstenapparat und einfache Klappeinrichtung) wurde bereits früher erwähnt. Bei den *Caesalpiniaceen* und *Mimoseen*, bei denen die Antheren und Narben offen in der Blüte liegen, ändert sich gleichzeitig auch die Funktion der übrigen Blütenteile, indem die Anlockung nicht wie bei den *Papilionaceen* einem einzigen Blütenblatte (der Fahne), sondern entweder (bei *Cassia*, *Cercis* u. a.) sämtlichen Blütenblättern oder den Blumen-

und Staubblättern zugleich (bei *Poinciana*) oder ausschliefslich den Staubblättern (*Mimosa, Inga, Albizzia* u. a.) übertragen wird. Eine auffallende Abweichung vom gewöhnlichen Leguminosentypus besitzt auch die in ihrer Heimat wahrscheinlich von Kolibris besuchte Blüte von *Erythrina Crista galli*, deren Bestäubungsapparat durch Drehung des Blütenstiels umgekehrt wird, womit anderweitige Änderungen der Konstruktion, wie Verkümmerung der Flügel, Umbildung des Schiffchens zu einer starren, die Geschlechtsteile von oben umfassenden, unbeweglichen Säule u. a. Hand in Hand gehen. Noch stärkere Reduktionen treten in der protogynen Blüte von *Amorpha fruticosa* auf, bei der Schiffchen und Flügel völlig verschwunden sind, und die Geschlechtsteile frei hervorstehen. Bei den *Mimoseen* wird die starke Reduktion der Blumenkrone durch das Zusammendrängen zahlreicher, kleiner Blüten und durch die Farbenpracht der Staubgefäfse ausgeglichen; auch kommt bei *Acacia Julibrissin* der Fall vor, dass eine ganze Centralblüte des Köpfchens sich zum Nektarium umbildet.

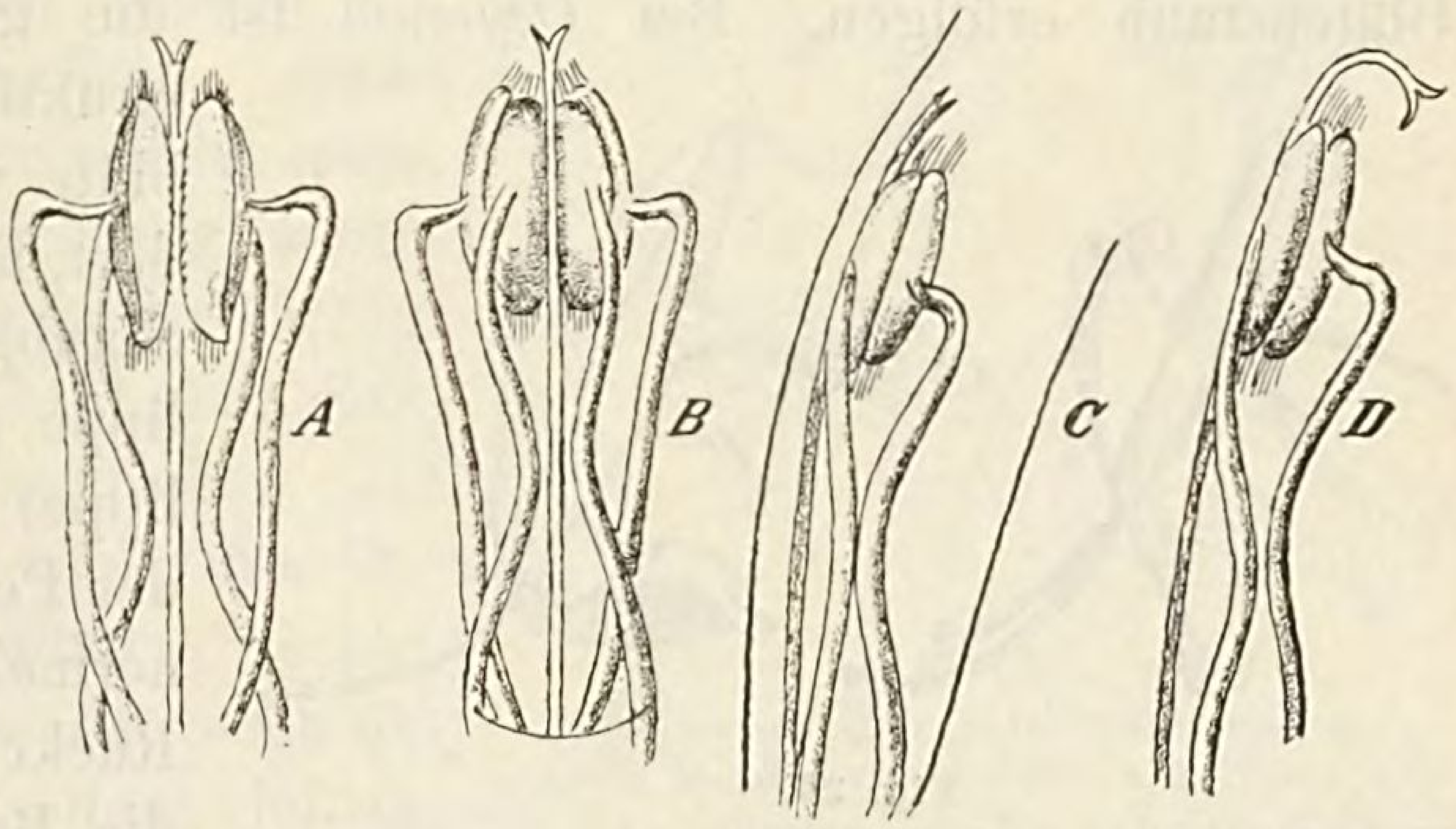


Fig. 22.
Geschlechtsteile von *Acanthus mollis* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1870).
A. Griffel und Staubgefäfse einer jungen Blüte von unten gesehen. — B. Desgl. von oben. — C. Desgl. von der Seite. — D. Desgl. von der Seite aus einer älteren Blüte.

Biologische Beziehungen ähnlicher Art treten ferner zwischen den verschiedenen Gruppen der lippenblütigen Pflanzen, wie *Scrophulariaceen, Orobancheen, Akanthaceen, Labiaten, Gesneriaceen* u. a. hervor. Als eine merkwürdige Abweichung des normalen Lippentypus bezeichnet Delpino z. B. die Blüte von *Acanthus*, dessen Kronenoberlippe unausgebildet geblieben ist, so dass ihre Funktion durch einen entsprechenden Teil des Kelchs ersetzt werden muss. Die eigentümliche Form und Stellung der Filamente und Antheren wird durch Fig. 22 (nach Hildebrand) erläutert. Im ersten Blütenstadium liegt der Griffel mit seiner unentwickelten Spitze hinter den Antheren und also auch aufserhalb der Zufahrts-

linie der Insekten zum honigführenden Blütengrunde; sobald nun ein Besucher den Kopf zwischen die *S*-förmig gekrümmten Filamente hindurch steckt, wird dadurch ein Druck auf die mit langen Haaren*) kammartig besetzten Antheren ausgeübt, so dass aus ihren geöffneten Taschen Pollen auf den Insektenkörper gestreut wird. Während dieses nach Delpino etwa 5—6 Tage dauernden Blütenstadiums behält die Blumenkrone trotz ihres Welkens die normale Form und Farbe bei, so dass von ihr fortgesetzt Insekten angelockt werden. Erst im folgenden Stadium (Fig. 22 D), wenn sich der Griffel nach vorn übergebogen und seine beiden Narbenschenkel völlig entwickelt hat, kann die Belegung der Narbe mit Blütenstaub erfolgen. Bei *Ocymum* ist die gewöhnliche Konstruktion der Labiatenblüte insofern umgeändert, als hier Griffel und Staubgefäſse der Unterlippe (anstatt der Oberlippe) anliegen und also der Pollen nicht wie im normalen Falle an die Rückenseite, sondern an die Bauchseite des Besuchers abgegeben werden muss. Bei dieser

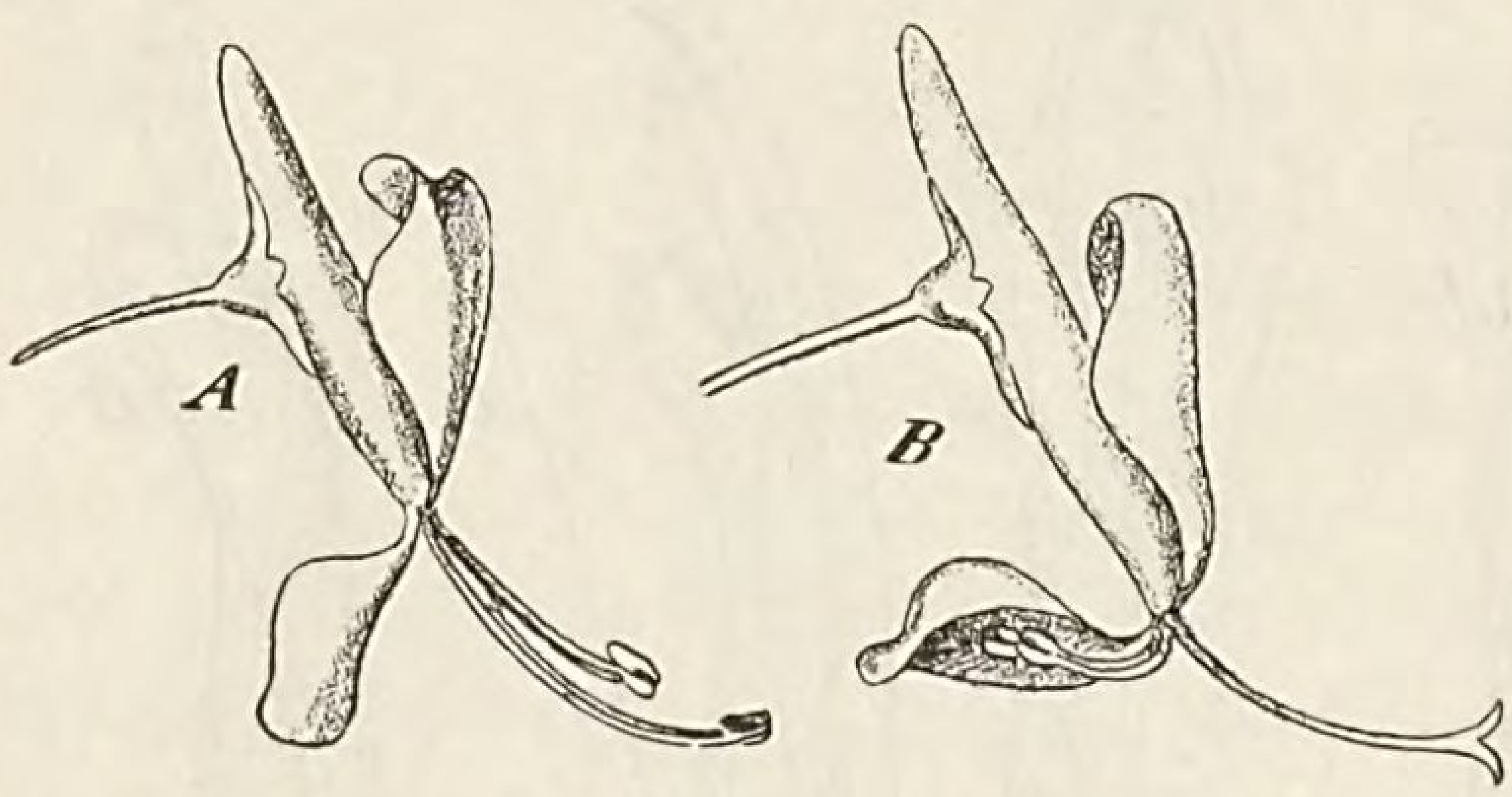


Fig. 23.
Umgekehrte Lippenblumeneinrichtung von *Plectranthus fruticosus* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1870). A. Junge Blüte vergröſsert. — B. Ältere Blüte.

Gattung wird die Fremdbestäubung durch spontane Bewegung der Staubgefäſse vermittelt, indem im ersten männlichen Blütenzustande die Staubgefäſse aufwärts, der Griffel abwärts gerichtet ist, während diese Teile im zweiten Stadium ihre Stellung miteinander vertauschen und dadurch die Übertragung von Pollen aus jüngeren Blüten auf die Narben älterer im Fall von Insektenbesuch ermöglichen. Ähnlich ist die Einrichtung des in Fig. 23 abgebildeten *Plectranthus fruticosus* (nach Hildebrand).

Blütenbiologische Analogien verknüpfen nach Delpino auch die Familien der *Kampanulaceen* und *Goodeniaceen*, indem bei beiden Pflanzengruppen die Griffelspitze von dem benachbarten Pollen umgeben und letzterer so den Insekten dargeboten wird, dass

*) Die eigentümliche Anordnung des Haarbesatzes auf den Antheren von *Acanthus* wurde von Hildebrand (Bot. Zeit. 1870, p. 653—654) genauer beschrieben und bewirkt nach ihm ein Auskämmen des Pollens aus dessen Behältern, sowie eine Sicherung für das Ausstreuen desselben.

er aus jüngeren, noch im männlichen Zustande befindlichen Blüten auf die erst später entwickelten Narben älterer Blüten übertragen werden muss. Während aber bei den Kampanulaceen der Pollen durch eine Bürste am oberen Griffelende aufgenommen wird, geschieht dies bei den Goodeniaceen durch einen becherartigen Körper, das Indusium der Systematik oder den „Sammelbecher"; aufserdem besitzen die Blüten letzterer Familie bei horizontaler Stellung einen unterlippenartigen Ruheplatz für die Bestäuber. Nun befindet sich gerade über der Unterlippe und der Einfahrtsstelle zum Honigbehälter der Sammelbecher in einer solchen Stellung, dass aus diesem den besuchenden Insekten etwas Pollen angestrichen werden muss. Die nähere Einrichtung wurde bei *Goodenia grandiflora* (Fig. 24) von Hildebrand (Bot. Zeit. 1870, N. 40) beschrieben, auf dessen Angaben auch die hier gegebene Beschreibung beruht. Im ersten Stadium der noch geschlossenen Blüte öffnen sich zunächst die um den Sammelbecher im Kreise umherstehenden Antheren, deren Pollen während der bald erfolgenden Streckung des Griffels durch die am Becherrande befindlichen Haare in denselben hineingewischt wird (Fig. 24 bei *B.*). Im nächsten Zustande der nun geöffneten Blüte tritt der Sammelbecher hervor und schliefst sich durch ein in der Richtung von oben nach unten erfolgendes Zusammenziehen (bei *C*); der vorher gerade Griffel krümmt sich abwärts und bringt die jetzt lineal spaltenförmige, früher kreisförmige Öffnung des Bechers in eine mit der Kronenunterlippe parallele Lage, so dass dieser Spalt gerade im Wege der Insekten steht. Dabei verhindern die Haare des Sammelbechers einerseits das Herausfallen von Pollen, andrerseits reiben sie sich im Falle von Insektenbesuch am Körper des Besuchers, wobei einzelne Pollenpartien auf das Insekt fallen. Die Narbe liegt in diesem zweiten Stadium

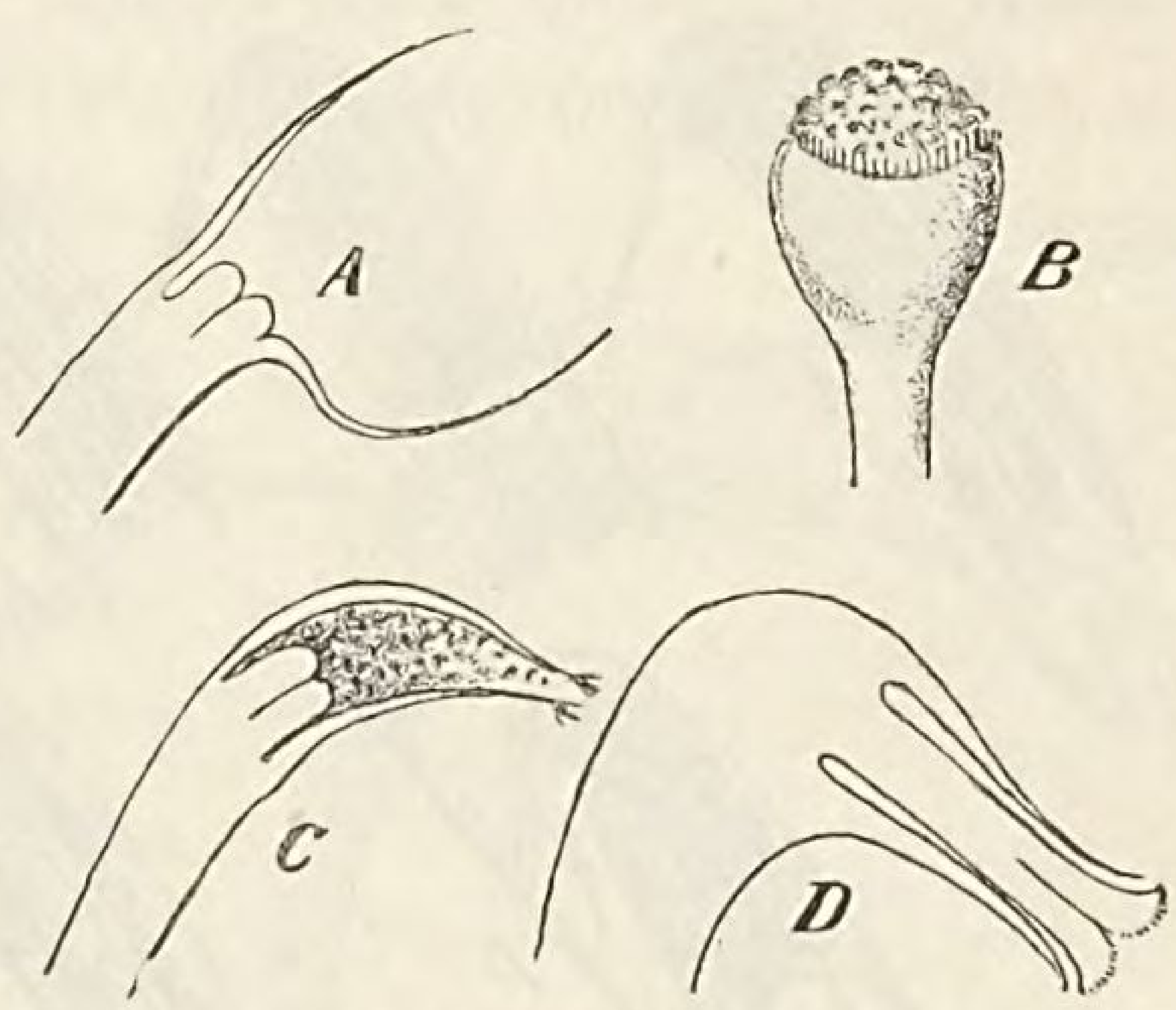


Fig. 24.

Geschlechtsteile von *Goodenia grandiflora* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1870). A. Längsschnitt durch den Griffelbecher einer sehr jungen Knospe. — B. Griffelbecher mit den in ihm aufgespeicherten Pollen, einige Zeit vor dem Aufgehen der Blüte. — C. Längsschnitt durch den Griffelbecher einer soeben aufgegangenen Blüte; derselbe ist zusammengedrückt, mit Pollen angefüllt, und in seinem Grunde fängt die Narbe an sich zu entwickeln. — D. Längsschnitt durch die Griffelspitze einer älteren Blüte; die Narbe ist aus dem Griffelbecher hervorgewachsen und hat sich dann ausgebreitet.

(*C*) noch unentwickelt am Grunde des Sammelbechers; erst später verlängert sie sich und drückt dabei den Pollen nach der Öffnung des Bechers hin, so dass die Besucher stets neuen Pollen aufnehmen müssen, und tritt zuletzt bei vollkommener Reife mit 2 breiten Lappen über den Rand des Bechers hinaus (*D*). Da zu dieser Zeit der Pollen normalenfalls vollständig aus dem Becher entfernt ist, so kann Selbstbestäubung nicht stattfinden. Abweichungen von diesem Typus kommen z. B. bei *Diaspasis* und *Dampiera* vor, deren Sammelbecher keine Haare besitzt; als Ersatz dafür sind die Antheren zu einem Cylinder vereinigt, so dass der Pollen ohne Schwierigkeit beim Auswachsen des Griffels aus den Antheren in den Becher befördert werden kann. Auch *Brunonia* besitzt einen zweilippigen Sammelbecher mit unbehaartem Rande; aufserdem sind hier die zu Köpfchen angeordneten Blüten sehr klein und regelmäfsig. Bei *Cyphia* erinnert die Blüteneinrichtung an die der Papilionaceen.

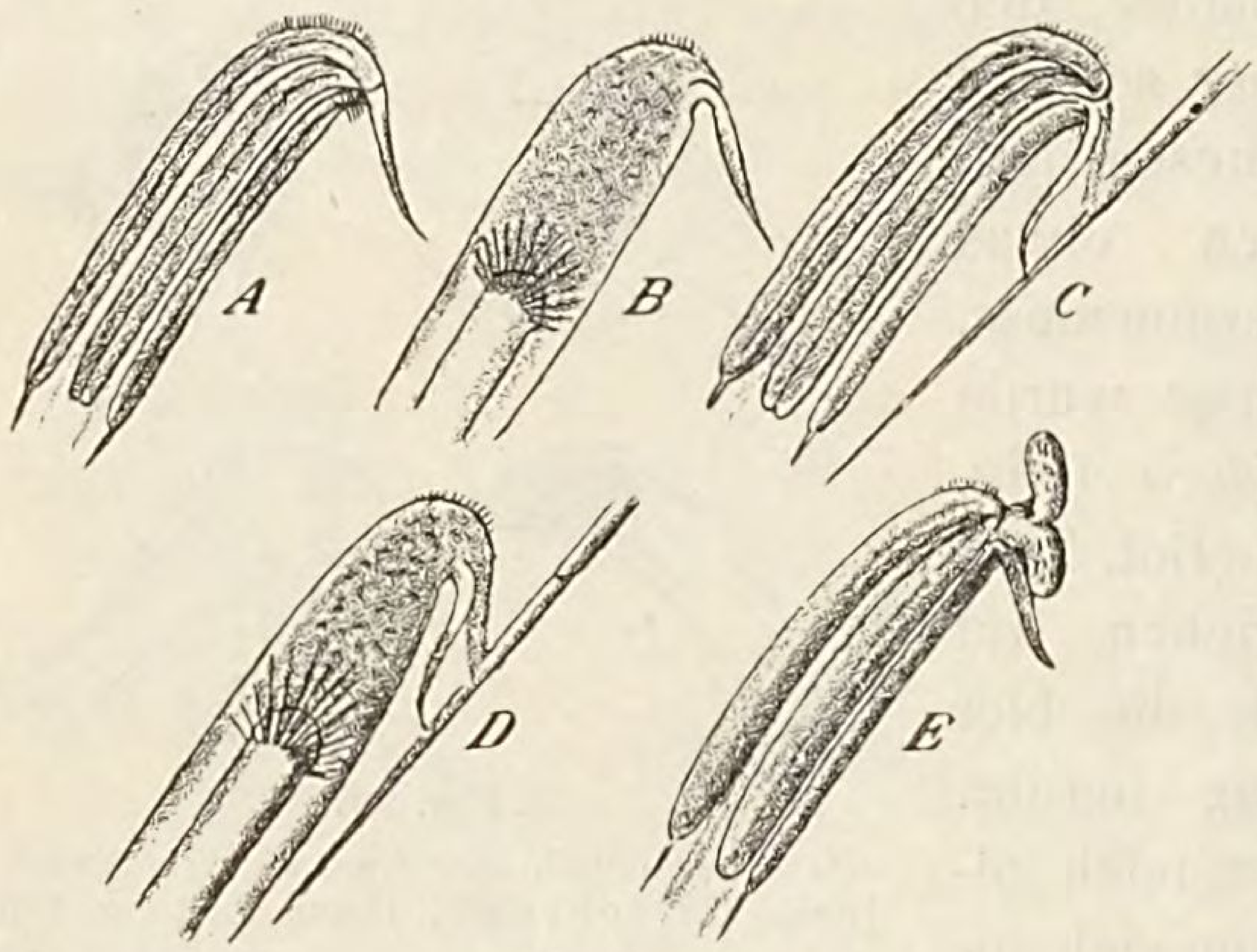


Fig. 25.
Geschlechtsteile aus der Blüte von *Isotoma axillaris* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1869).
A. Antherenröhre einer jungen Blüte. — B. Dieselbe der Länge nach aufgeschnitten, den Griffel nebst Narbe im Innern zeigend. — C. Dieselbe nach Herabbiegung des fadenförmigen Antherenanhangs durch eine Nadelspitze. — D. Desgl. längsdurchschnitten. — E. Antherenröhre aus einer älteren Blüte mit der hervorgetretenen, zweilappigen Narbe.

Bei den *Lobeliaceen* bilden die verwachsenen Antheren, ähnlich wie die der Kompositen eine Hohlröhre, in deren Innenraum der Pollen schon vor dem Aufgehen der Blüten angesammelt wird, um später durch den mit einem Fegeapparat versehenen, sich verlängernden Griffel aus der Röhre hervorgepresst zu werden; erst nach dem Hervortreten breiten sich die beiden Narbenlappen auseinander. Auch von Lobeliaceen hat Hildebrand einzelne Gattungen in Ergänzung zu den Beobachtungen Delpino's genauer beschrieben. Aufser dem schon erwähnten (s. p. 135 u. 136) *Siphocampylus*, bei dem Delpino eine mit dem Hervorpressen des Pollens aus der Antherenröhre zusammenhängende spontane, Beweglichkeit

der Geschlechtssäule beobachtete, beschrieb Hildebrand die Blüteneinrichtung von *Isotoma axillaris* (Bot. Zeit. 1869, N. 29) und von *Heterotoma lobelioides* (Ebenda, 1870, N. 40). Bei ersterer Art (s. Fig. 25) sind die beiden unteren Antheren mit einem Anhang versehen, der in die Zufahrtslinie der Insekten zum Honig gestellt ist, so dass sie mit ihrem Rüssel den Anhang vor sich herdrücken müssen; hierdurch wird dieser umgebogen und dadurch eine Öffnung an der Spitze des Antherencylinders gebildet, aus der sogleich etwas Pollen auf den Insektenkörper herausfällt; erst wenn sämtlicher Blütenstaub durch das Wachstum des Griffels aus der Antherenröhre herausgepresst worden ist, breiten sich die Narbenlappen auseinander. Bei *Heterotoma* (Fig. 26) ist der untere Teil der Blumenkrone in einen langen Sporn verlängert, dessen Spitze die beiden unteren Kelchzipfel anliegen; die Kronenabschnitte sind sämtlich nach unten gebogen und die Filamente nur ein Stück unterhalb der Antheren mit einander verwachsen, so dass der zwischen ihnen liegende Griffel den Pollen noch besser aus der verkürzbaren Antherenröhre herauspumpen kann, als bei Siphocampylus. Bei *Lobelia Erinus* fand Hildebrand übrigens vielfach den Fall, dass die Griffelspitze die geschlossene Antherenröhre nicht zu durchbrechen vermochte, und innerhalb dieser sich die Narbenschenkel öffneten, so dass Selbstbestäubung unvermeidlich war. Im Allgemeinen finden sich so zahlreiche biologische Anklänge zwischen den Blüten der Lobeliaceen und Kompositen, dass Delpino eine gemeinsame Descendenz dieser Familien für höchst wahrscheinlich hielt.

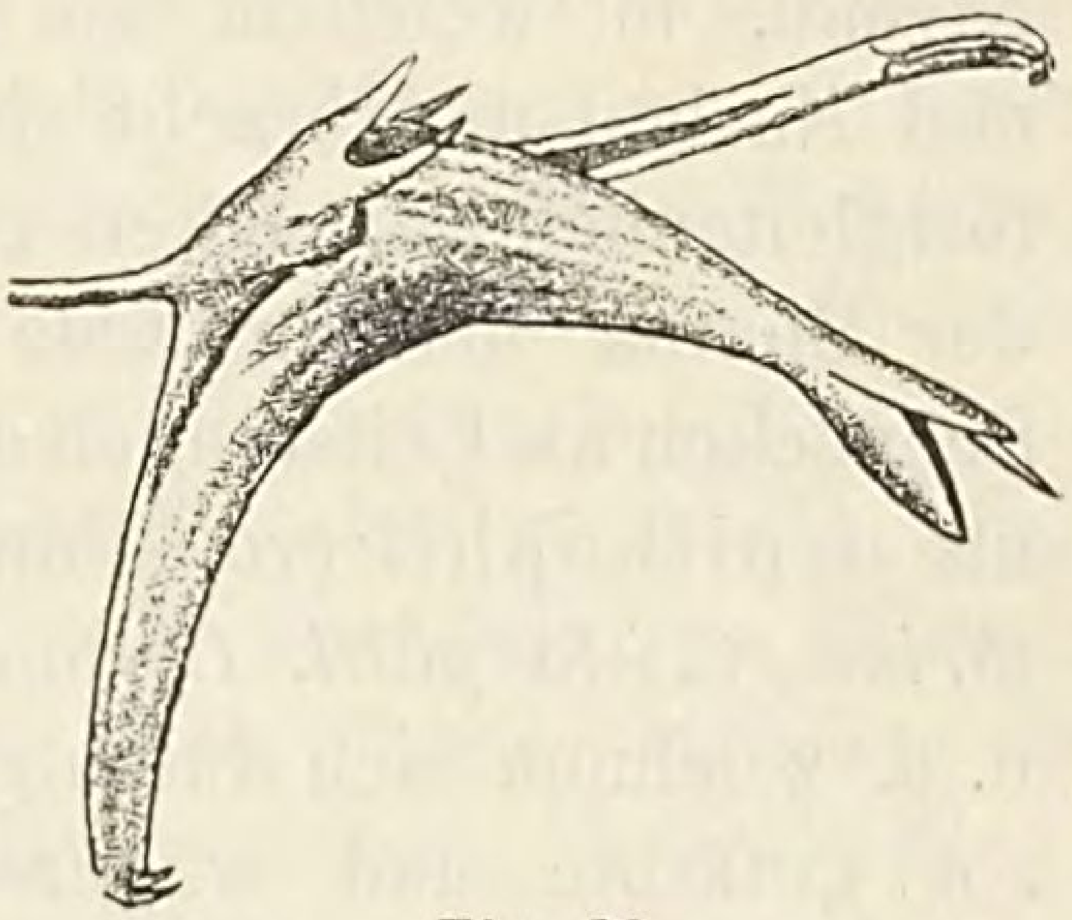


Fig. 26.
Blüte von *Heterotoma lobelioides* (nach Hildebrand, Botan. Zeit. 1870).
Blüte etwas vergrößert im ersten (männlichen) Zustande, in natürlicher Lage.

Die *Marcgraviaceen*, in deren auffallend gefärbten und gestalteten Brakteen Delpino extraflorale Honigbehälter erkannte, unterwarf er in seiner Arbeit (a. a. O., p. 189—223) einer kurzen, kritischen Revision und stellte bei dieser Gelegenheit auch einen Stammbaum ihrer Hauptformen auf. Ein Anhang behandelt besonders merkwürdige Blütenkonstruktionen, wie die Kesselfallen von *Ceropegia elegans*, *Aristolochia Sipho* und *Cypripedium barbatum*, die an *Aspidistra* erinnernde, aber kahnförmig gestaltete Blüte

von *Ambrosinia Bassii*, die Einrichtung von *Asimina triloba*, die für die Bestäubung durch Vögel eingerichtete Lippenblume von *Aphelandra cristata*, die ebenfalls vogelblütige *Strelitzia Reginae*, die von Käfern (*Cetonia*) besuchte und bestäubte Blüte von *Magnolia grandiflora* und endlich die nach Delpino's Ansicht der Befruchtung durch Schnecken angepasste Einrichtung von *Alocasia odora* und *Rohdea japonica*. Letztere von Delpino als malakophil (schneckenblütig) bezeichnete Blütenkonstructionen sondern entweder (bei *Alocasia*) eine ätzende, den Schnecken verderbliche Flüssigkeit*) aus oder bieten (bei *Rohdea*) ihnen ein dickfleischiges Gewebe zum Verzehren dar; charakteristisch ist auch das gleiche Niveau, in welchem am Kolben die dichtgedrängten Antheren und Narben angebracht sind, um Bestäubung durch die darüber fortgleitenden Schnecken zu ermöglichen, desgl. die bisweilen aus der Spatha bis zur Erde herabhängenden, den aufkriechenden Schnecken als Leitstangen dienenden Kolbenenden. Die von Delpino als ornithophil (vogelblütig) gedeuteten Blumen z. B. von *Erythrina Crista galli*, *Cyrtandraceen*, von *Siphocampylus*, *Norantea* u. a. zeichnen sich durch grofse, kräftig gebaute, häufig scharlachrot gefärbte und wagerecht stehende Korollen aus, an denen Stütz- oder Ruhepunkte für den im Schweben saugenden Besucher in der Regel fehlen. Die in diesen Fällen von Delpino angenommene Wechselbeziehung zwischen Blüteneinrichtungen und den Lebensgewohnheiten genannter Tiere fand naturgemäfs mancherlei Widerspruch, obgleich das dabei zu Tage tretende Verhältnis im Grunde kein wesentlich anderes ist, als das zwischen Blumen und Insekten bestehende. Übrigens ergänzte Fritz Müller schon 1869 (Botan. Notizen aus einem Briefe Fr. Müller's. Mitget. v. Hildebrand. Bot. Zeit. 1870) die Angaben Delpino's, indem er die zahlreichen Besuche der Kolibris an Blumen von *Combretum*, *Manettia*, *Passiflora* am Itajahy in Brasilien schilderte. Auch steht nach Reiseberichten z. B. von Quoy und Gaimard**) (Voyage

*) Delpino nimmt (a. a. O., p. 240) an, dass die Funktion dieser schneckenauflösenden Flüssigkeit darin besteht, den Pflanzen eine tierische Substanz als Nahrung zuzuführen, wie er es auch für die Flüssigkeit in den Blattschläuchen von *Nepenthes*, *Sarracenia* und *Cephalotus* voraussetzt.

**) Diese und die folgenden Angaben nach Delpino Ulter. ossero, 2. Teil, 2. Heft, p. 325 ff. Fritz Müller (s. oben) fand, dass eine honiglose *Passiflora*-Art von Kolibris befruchtet wird, welche die Blumen nur der Insekten wegen aufsuchen. Ähnliche Beobachtungen machte auch Belt (The Naturalist in Nicaragua, London 1874) an *Marcgravia nepenthoides* und einer *Erythrina*-Art.

autour du monde 1824), Heuglin (Ornithologie Nordostafrikas 1869) u. a., sowie durch Untersuchungen von Lesson, Gould, Levaillant u. a. die Thatsache fest, dass die *Trochiliden* (Kolibris) nicht, wie z. B. von Van der Hoeven, Schmarda, Canestrini behauptet wurde, nur der Insekten wegen die Blumen umschwärmen, sondern dass ihre Mundteile zum Honigsaugen organisiert sind, und die Vögel unter Umständen ausschliefslich von Blütennektar sich ernähren können. Einige ähnliche Beobachtungen liegen auch für die Vogelfamilie der *Meliphagiden* (*Nectarinia*, *Zosterops*, *Meliphaga* u. a.) vor, die in den Tropen der alten Welt und Australiens einheimisch sind.

Im zweiten Teile seines Werkes begründete Delpino eine neue Einteilung der Pflanzen nach ihrer Befruchtungsart und unterschied zunächst die Zoogamen, die durch bewegliche Spermatozoiden befruchtet werden (wie viele Algen, die Moose und die farnartigen Gewächse) von den Diamesogamen, bei denen die Befruchtungskörper unbeweglich sind und daher eines die Übertragung vermittelnden Agens bedürfen. Je nachdem das Wasser, der Wind oder Tiere die Vermittelung übernehmen, zerfallen die Diamesogamen in wasserblütige (Hydrophilae), windblütige (Anemophilae) und tierblütige (Zoidiophilae). Unter den Hydrophilen werden zwei Typen angenommen, von denen die eine (bei Florideen, sowie bei *Posidonia*, *Cymodocea* u. a.) der Befruchtung unter Wasser angepasst ist, während bei dem zweiten (z. B. bei *Ruppia*, *Vallisneria*) die Bestäubung auf der Oberfläche des Wassers stattfindet. Unter den Windblütigen stellte Delpino die Gymnospermen obenan, deren Bestäubungsvorgang bis 1869 insofern als rätselhaft galt, als die Mikropyle ihrer nackten Samenanlagen wegen Kleinheit und Enge für die direkte Aufnahme des Pollens ungeeignet erschien. Delpino wies aber nach, dass bei mehreren *Taxineen* und *Cupressineen* während der Vollblüte ein Flüssigkeitstropfen aus der Mikropyleöffnung hervortritt, der zum Auffangen der Pollenkörner bestimmt ist und sich nach einiger Zeit in den Mikropylekanal zurückzieht, wobei er die Pollenzellen in das Innere der Samenknospen hineinzieht. Bei *Pinus* und *Larix* entdeckte er eine andere zum Pollenauffangen bestimmte Einrichtung; hier bilden sich zwischen den zur Blütezeit gelockerten Schuppen des Zapfens nach aussen offene, enge Kanäle, in denen der Pollen bis zu den beiden narbenähnlichen Fortsätzen der Mikropylemündung fortgleitet. Unter den übrigen anemophilen

Blüteneinrichtungen unterschied Delpino den kätzchenförmigen (bei vielen *Kupuliferen*), den hängenden (bei *Rumex*, *Negundo* u. a.), den langfädigen (bei den *Gramineen*, *Cyperaceen*, *Restiaceen*, vielen *Plantagineen* u. a.), den explodierenden (bei *Urtica*, *Parietaria*) und den bewegungslosen Typus (bei vielen *Palmen*, *Pistacia Lentiscus*), mit deren Charakteristik das 1870 erschienene erste Heft des zweiten Teils abschliefst. Das zweite, die Fortsetzung und den Schluss des ganzen Werkes enthaltende Heft erschien erst mehrere Jahre später.

In der Zwischenzeit trat Hermann Müller, der bereits durch die schon erwähnte Abhandlung über westfälische Orchideen (1868) und durch einen Vortrag über die Anwendung der Darwin'schen Theorie auf Blumen und blumenbesuchende Insekten (1869) sich in weiteren Kreisen bekannt gemacht hatte, mit einem Werke (Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873) hervor, das mit einem Schlage mehrere sehr empfindliche Lücken der bisherigen blütenbiologischen Forschung ausfüllte. Ein Mangel war zunächst der Umstand gewesen, dass die das Feld der Blütenbiologie bearbeitenden Botaniker naturgemäfs den Ausrüstungen der Blumenbesucher weniger Aufmerksamkeit zuzuwenden pflegten, als den Blüteneinrichtungen. Zwar vernachlässigten Darwin, Hildebrand und Delpino auch jene Seite nicht, und zumal letzterer hatte eine Reihe seiner Blumentypen mit Rücksicht auf die spezielle Körperorganisation der Bestäuber zu umgrenzen versucht. Allein er begnügte sich wie seine Vorgänger mit beliebig herausgegriffenen Einzelbeobachtungen, und erst Müller stellte sich die viel umfassendere Aufgabe, für jede Blumenart eine möglichst vollständige Liste ihrer Besucher fesszustellen, um auf diese Weise ein nach einheitlichen Grundsätzen gesammeltes Beobachtungsmaterial zu gewinnen. Erst nach Sammlung und Sichtung desselben — eine Arbeit, auf welche Müller fünf Jahre verwendete — konnte er daran denken, aus seinen Beobachtungen Schlüsse über die Wirkung der Blumeneinrichtungen auf die Insekten, sowie über den Anpassungsgrad letzterer an die Gewinnung der Blumennahrung zu ziehen. Freilich war das ihm vorschwebende Ziel zunächst nur für den Kreis eines enger begrenzten Floren- und Faunengebiets durchführbar, aber je gründlicher für diesen die Aufgabe gelöst wurde, desto wertvollere Ergebnisse standen in Aussicht. Da zahlreiche Eigentümlichkeiten der Blumen- und Insektenorgani-

sation nur aus ihrer gegenseitigen Wechselbeziehung verstanden werden können, muss der Blütenbiologe seine Untersuchungen sowohl von der botanischen als der entomologischen Seite her in Angriff nehmen. In letzterer Beziehung war Müller durch aufserordentlichen Beobachtungsfleifs schon 1872 zu Ergebnissen gelangt, die er in einer Abhandlung über die Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen (Verh. d. nat. Ver. f. d. Preufs. Rheinl. und Westf. XXIX, p. 1—96) niederlegte und später auch in seinem Werke über Befruchtung benutzte. Er zeigte in jener Schrift, dass die Organisation der Bienen, die sie zur Gewinnung von Blütenstaub und Honig in so hervorragender Weise geeignet macht, sich aus der der Grabwespen schrittweise entwickelt hat, oder mit anderen Worten, dass zwischen den Arten der beiden genannten Hymenopterenfamilien deutliche Abstufungen der Organbildung bestehen, die unmerklich von einer Gruppe zur anderen hinüberführen. Zur Erklärung dieser Thatsache nimmt Müller an, dass einzelne Grabwespenarten allmählich die biologische Gewohnheit angenommen haben, sich in der Versorgung ihrer Brut auf Honig und Blütenstaub zu beschränken; bei ihren Descendenten ist dann parallel damit auch eine allmähliche Umprägung der Körperorganisation, speziell im Bau der Mundteile und der Ausbildung eines Pollensammelapparates, eingetreten, bis sich schliefslich die gegenwärtig vorhandenen Gattungen und Arten der Bienen herausbildeten. In erster Linie mussten derartige Abänderungen an den allein brutversorgenden Weibchen hervortreten, während die neuen Charaktere auf die Männchen entweder unverändert oder schwächer ausgeprägt vererbt wurden. Bei Männchen und Weibchen kamen ferner sekundäre, für die Sicherung von Nachkommenschaft vorteilhafte Geschlechtsunterschiede hinzu, die auch zur Beurteilung des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der verschiedenen Apidengruppen benutzt werden können. Endlich sind in mehreren Zweigen der Bienenfamilie durch das Brutversorgungsbedürfnis der Weibchen Schmarotzerformen hervorgerufen worden, die in ihrem gesamten Körperbau deutlich die Herkunft von nichtparasitären Ahnen erkennen lassen; Müller entwarf in dieser Weise für die einheimischen Bienen die Grundzüge eines Stammbaums, dessen weitere, auch die ausländischen Arten umfassende Ausführung er allerdings der Zukunft überlassen musste, und der nur den Wert einer Hypothese haben konnte. Allein diese letztere führte zu einer Feststellung zahlreicher morphologischer und biolo-

gischer Eigenschaften der Bienen, die früher unbeachtet geblieben waren und nun für die Auffassung der Wechselbeziehung zwischen ihnen und den Blumeneinrichtungen erhöhte Bedeutung gewannen. Von ähnlichen Gesichtspunkten wie bei den Bienen wurde Müller auch bei den übrigen Insektengruppen geleitet, von deren Anpassungen an Blumenthätigkeit der zweite Abschnitt des Werkes über Befruchtung eine lehrreiche Übersicht giebt.

Eine weitere Lücke, welche in den blütenbiologischen Untersuchungen bis zum Erscheinen des Müller'schen Buches sich fühlbar gemacht hatte, betraf das gegenseitige Verhältnis der Fremd- und Selbstbefruchtnng. Zwar waren durch Darwin, Hildebrand, Delpino, Fritz Müller, Buchenau und andere Forscher zahlreiche Blütenkonstruktionen nachgewiesen, die offenbar Fremdbestäubung herbeiführen; je mehr aber die Untersuchungen fortschritten, desto zahlreicher wurden auch Fälle solcher Blumen bekannt, die sich thatsächlich selbstbestäuben und dabei völlig fruchtbar sind. Der Knight-Darwin'sche Satz bedurfte somit dringend einer weiteren thatsächlichen Unterlage, da die bloſse Möglichkeit gelegentlicher Kreuzung bei Selbstbefruchtung nicht ihre Notwendigkeit einschlieſst. Müller lässt daher die Richtigkeit oder Unrichtigkeit jenes Satzes auf sich beruhen und geht nur von der experimentell nachweisbaren Thatsache aus, dass in den bisher genauer untersuchten Fällen die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Nachkommen einer Pflanze den durch Fremdbefruchtung erzeugten Individuen derselben Art gegenüber sich als minder lebenskräftig erweisen. Er stützte sich dabei teils auf die oben erwähnten Beobachtungen Hildebrand's, teils auf die Thatsachen, die Darwin in seinem Werke über das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation (London 1868) über den stärkeren Wuchs und die gröſsere Fruchtbarkeit durch Kreuzung entstandener Nachkommen im Vergleich zu selbstbefruchteten (z. B. bei *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus* u. a.) mitgeteilt hatte. Um nun eine exakte Grundlage zur Beurteilung des Verhältnisses zwischen Fremd- und Selbstbestäubung zu gewinnen, muss für jede einzelne Pflanzenart durch direkte Beobachtung festgestellt werden, ob bei ausbleibendem Insektenbesuche Selbstbestäubung thatsächlich oder möglicherweise eintritt, und wodurch auſserdem bei eintretendem Insektenbesuch Fremdbestäubung gesichert oder wenigstens befördert wird. Diesen Gesichtspunkt hatten die bisherigen Untersuchungen, die vielfach auch auslän-

dische, biologisch nur unsicher bekannte Blumen in Betracht zogen, nicht in ausreichender Weise berücksichtigen können. Indem Müller vorzugsweise die einheimischen Pflanzen in ihren Wechselbeziehungen zu den ihnen konsocialen Insekten ins Auge fasste, verschaffte er sich ein zwar eng begrenztes, aber sicher begründetes Material, dessen Bearbeitung eine bei weitem exaktere Behandlung der blütenbiologischen Probleme ermöglichte, als sie bis dahin möglich und üblich war.

Speziell beschrieb Müller in dem dritten Abschnitt seines Werkes 388 Blumenformen, an denen er 831 Insektenspecies mit 5231 verschiedenen Besuchen beobachtete; die Pflanzen wurden in der Reihenfolge des Systems aufgeführt und jeder Art die betreffende Besucherliste beigefügt. Die systematische Anordnung gestattete einen bequemen Vergleich der Blumeneinrichtungen bei Pflanzen derselben Gattung oder Familie, deren biologische Kennzeichen gruppenweise zusammengefasst wurden. In einem allgemeinen Rückblick des vierten Abschnitts entwickelt Müller die Schlussfolgerungen, welche die Korrelation zwischen Blumen und Insekten vom Standpunkt der Darwin'schen Selektionstheorie als eine Folge gegenseitiger Anpassung erkennen lassen. Der wesentliche Inhalt seiner Darstellung gipfelt bezüglich der Insekten in folgendem Satz (a. a. O., p. 419—20): „Wenn die heutigen Insektenarten überhaupt aus gemeinsamen, gleichartigen Stammeltern dadurch entstanden sind, dass individuelle Eigentümlichkeiten, welche den Besitzern unter ihren Lebensbedingungen von Vorteil waren, oder ihnen noch unbesetzte Stellen im Naturhaushalte eröffneten, erhalten blieben und sich im Laufe der Generationen immer weiter ausprägten und differenzierten, so müssen diejenigen Eigentümlichkeiten bestimmter Insektenarten, welche ihnen erfolgreiche Gewinnung von Blütenstaub und Honig ermöglichen, dagegen für alle übrigen Lebensthätigkeiten nutzlos sind, nach erfolgter Gewöhnung dieser Insekten an Blütenbesuch und Blütennahrung dadurch entstanden sein, dass die zu erfolgreicherer Gewinnung der Blumennahrung passenderen Abänderungen im Kampfe um das Dasein den Sieg über weniger begünstigte Artgenossen davontrugen und die allein überlebenden blieben; der lange, in verschiedener Weise einziehbare Rüssel gewisser Bienen, Schmetterlinge und Schwebfliegen, die Pollensammelapparate der Bienen müssen sich, mit anderen Worten, unter stetiger Wirkung der natürlichen Auslese, in allmählichen Abstufungen als Anpassung

an die Blumennahrung entwickelt haben". Auf die kompliciertere Frage nach der Entstehung der Blumeneinrichtungen antwortet folgender Passus (a. a. O., p. 421): „Wenn die aus Fremdbestäubung hervorgegangenen Nachkommen (einer Pflanze) im Kampf um das Dasein über die aus Selbstbestäubung hervorgegangenen ausnahmslos den Sieg davontragen, so mussten von jeher bei den Stammeltern der heutigen Pflanzen und müssen noch jetzt bei diesen selbst von den mannigfachen gelegentlich auftretenden Abänderungen der Blüten diejenigen, welche die Wahrscheinlichkeit eintretender Fremdbestäubung steigern, im Kampfe um das Dasein die überlebenden bleiben. Je nach dem natürlichen Transportmittel, welches den Blütenstaub einer bestimmten Blütenform gelegentlich auf die Narben anderer Blüten derselben Art übertrug, mussten ganz verschiedene Eigentümlichkeiten die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung erhöhen und dementsprechend durch natürliche Auslese erhalten und allmählich weiter ausgeprägt werden, bei unter Wasser sich öffnenden Blüten lange Fadenform des Pollens oder der Narben, bei gelegentlich von Insekten besuchten Blüten bunte Farbe, Wohlgeruch, Honigabsonderung, sich anheftender Pollen, klebrige oder warzig rauhe Narben, bei an der Luft blühenden, von übertragenden Tieren nicht besuchten Leichtausstreubarkeit des Pollens, zum Auffangen desselben aus der Luft geeignete Narben etc. Wenn wir daher eine Blüte mit bestimmten Eigentümlichkeiten ausgestattet sehen, welche ausschliefslich für die Übertragung des Pollens durch ein bestimmtes Transportmittel nützlich sein können, und wenn wir zugleich direkt beobachten, dass dieses Transportmittel thatsächlich in ausgedehntem Mafse den Blütenstaub auf Narben anderer Blüten überträgt, so dürfen wir umgekehrt schliefsen, dass diese Eigentümlichkeiten ursprünglich als individuelle Abänderungen entstanden sind, und dadurch, dass sie ihren Inhabern eine kräftigere Nachkommenschaft verschaffen, sich erhalten und ausgeprägt haben, mit anderen Worten, dass diese Eigentümlichkeiten sich unter stetiger Wirkung der natürlichen Auslese als Anpassungen an das bestimmte natürliche Transportmittel entwickelt haben."

Eine ausführliche Kritik dieses Standpunkts kann hier noch nicht gegeben werden. Jedoch ist hervorzuheben, dass Müller (a. a. O., p. 425) ausdrücklich die völlige Unkenntnis der Forschung über die primäre Ursache anerkennt, welche die so erstaunlichen Abänderungen der Blumeneinrichtungen veranlasst hat.

Setzt man aber — so folgert er weiter — die Abänderungen als vorhanden voraus, so müssen sie gewisse Wirkungen im Leben der Pflanzen ausüben, die der blütenbiologischen Untersuchung unterworfen werden können. Müller unterscheidet dann zunächst die „Eigentümlichkeiten der Blumen, welche Insektenbesuch bewirken", von denen, die „Befruchtung" bewirken". Bezüglich der ersten Gruppe leitet er aus seinen Beobachtungen folgende Thatsachen und Schlüsse ab, die hier in gedrängter Form nach den von ihm unterschiedenen Kategorien zusammengestellt sein mögen.

1. Allgemeine Anlockung blumenbesuchender Insekten.

a) Wirkung der Blumenfarbe und des Blumengeruchs.

1. Unter übrigens gleichen Bedingungen wird eine Blumenart um so reichlicher von Insekten besucht, je augenfälliger sie ist.

2. Wenn nächstverwandte und in ihrer Blüteneinrichtung übrigens übereinstimmende Blumenformen in der Augenfälligkeit und zugleich in der Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem, der Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuch differieren, so hat unter übrigens gleichen Umständen ohne Ausnahme diejenige die am meisten gesicherte Fremdbestäubung, deren Blumen die augenfälligsten sind, und deren Insektenbesuch infolgedessen der reichlichste ist.

3. Unter denselben Bedingungen haben diejenigen Blumen die gesichertste Sichselbstbestäubung, welche am wenigsten in die Augen fallen, deren Insektenbesuch daher am spärlichsten und deren Fremdbestäubung infolgedessen am unsichersten ist.

4. Die Insekten sind nicht etwa durch den Instinkt auf die Aufsuchung bestimmter Blumenarten beschränkt, sondern nehmen frei umhersuchend die Blumennahrung, wo sie sie finden. Dies wird durch zahlreiche, vergeblich ausgeführte Blumenbesuche der Insekten bewiesen.

5. In einzelnen Fällen beschränkt sich eine bestimmte Insektenart ausschliefslich oder fast ausschliefslich auf den Besuch einer bestimmten Blumenform (z. B. *Andrena florea* auf *Bryonia dioica*, *Andrena Hattorfiana* auf *Scabiosa arvensis*, *Cilissa melanura* auf *Lythrum Salicaria*, *Macropis labiata* auf *Lysimachia vulgaris*, *Osmia adunca* und *caementaria* auf *Echium* u. a.).

6. Die blumenbesuchenden Insekten entwickeln in der Auffindung und Ausbeutung der Blumen im Ganzen umsomehr Klugheit

und Gewandtheit, in je höherem Grade ihr Körper der Gewinnung von Blumennahrung angepasst ist.

7. Diejenigen kurzrüssligen Insekten, welche noch gar keine Anpassung an Gewinnung von Blumennahrung zeigen, wissen auch nur völlig offene Honigblumen (z. B. von *Listera, Parnassia, Cornus, Umbelliferen* u. a.) aufzufinden, während der ihnen sehr wohl zugängliche, aber nicht unmittelbar sichtbare Honig mancher anderer Blüten ihnen entgeht. Andrerseits suchen ausgeprägtere Blumenbesucher am eifrigsten diejenigen Blumen auf, welche ihnen die reichste Ausbeute gewähren (z. B. die Bauchsammler Blumen, die ihnen den Pollen von unten her anheften, die an Rüssellänge alle anderen Insekten übertreffenden *Sphingiden* die langen honigreichen Blumenröhren von *Lonicera Caprifolium*, deren Honig ihnen allein zugänglich ist.)

8. Die würzig duftenden Blumen von *Convolvulus arvensis* werden ungleich reichlicher von Insekten besucht, als (bei Tage wenigstens) die viel gröſseren und in die Augen fallenden, aber geruchlosen Blüten von *C. sepium*. Ähnliches findet bei *Viola odorata* im Vergleich zu *V. tricolor*, bei dem kräftig riechenden *Lepidium sativum* im Vergleich zu anderen auffälligeren, aber geruchlosen Kreuzblumen u. a. statt. Hiernach lockt wenigstens in einer Reihe von Fällen der Blumengeruch stärker an, als Gröſse und Farbe der Krone.

b) Wirkung dargebotener Genussmittel.

9. Der Pollen wird von den Insekten nicht bloſs aus honighaltigen Blumen, sondern auch nicht selten aus honiglosen Windblüten abgeholt. Honiglose, pollendarbietende Insektenblüten erzeugen in der Regel einen Überschuss von Blütenstaub; nur wenige beschränken sich auf die Erzeugung der ihnen zur Befruchtung unmittelbar nötigen Pollenmenge. Auſser Blütenstaub ist der Nektar das wirksamste und am meisten anlockende Genussmittel. Unter übrigens gleichen Umständen wird eine Blume, die Honig absondert, viel reichlicher, und falls derselbe leicht zugänglich ist, von viel mannigfaltigeren Insekten besucht als eine honiglose (z. B. die honighaltige Blüte von *Lotus* im Vergleich zu der honiglosen von *Genista* u. a.). Ein drittes Genussmittel, der in fleischigen Blütenteilen eingeschlossene Saft (von *Orchis, Cytisus, Erythraea*), wird von

Fliegen, Bienen und Schmetterlingen durch besondere Bohrvorrichtungen ihrer Saugorgane gewonnen. Das Abfressen zarter Blütenteile z. B. durch Käfer ist keine der Pflanze vorteilhafte Gewohnheit, sondern schädigt ihre Fortpflanzung meist in sehr empfindlicher Weise.

2. Ausschluss gewisser Insekten bei verstärkter Anlockung anderer Blumenbesucher.

a) Beschränkung des allgemeinen Insektenzutritts durch Farbe und Geruch der Blumen.

10. Alle trübgelb gefärbten Blumen (*Bupleurum*, *Anethum*, *Pastinaca*, *Alchemilla* u. a.) bleiben in der Regel vom Besuch der Käfer verschont, während nächstverwandte, weiſs oder sonst auffallend gefärbte Blumen selbst, wenn sie boniglos sind (wie *Helianthemum*, *Papaver*, *Genista*) Käfer anlocken; durch trübgelbe Farben können Blumen mit offenem Honig also diese schädlichen Gäste ausschlieſsen. Blumen mit Aasgeruch locken vorzugsweise Fleischfliegen an, desgl. der urinöse Geruch von *Arum* Psychoden; inwieweit diese Einrichtung andere Insekten ausschlieſst, ist nicht festgestellt; gleiches gilt für die Anlockung von Fliegen durch die stark riechenden Blumen von *Ruta* und *Anethum*. Die durch Eigengeruch ausgezeichneten *Prosopis*-Arten suchen mit besonderer Vorliebe auch starkriechende Blumen (*Reseda*, *Lepidium*, *Ruta*, *Anethum*, *Achillea*, *Matricaria*) auf. Süſse aromatische Blumengerüche (*Thymus*, *Lavandula*, *Rosa* u. a.) wirken in hohem Grade anziehend auf Bienen, ohne andere Insekten auszuschlieſsen.

b) Ausschluss bestimmter Besucherklassen durch Beschränkung und Bergung der dargebotenen Genussmittel.

11. Honiglose Blüten werden von honigsuchenden Insekten nur flüchtig, dagegen von pollenfressenden Fliegen (*Syrphiden*), pollensammelnden Bienen und blumenverwüstenden Käfern häufiger besucht. Derartige Blüten sind bisweilen durch groſsen Pollenreichtum bei gleichzeitiger Auffälligkeit (*Papaver*, *Hypericum perforatum*) ausgezeichnet; fehlen diese Vorteile, so tritt regelmäſsige Selbstbestäubung (*Agrimonia*, *Anagallis*, Arten von *Solanum* u. a.) ein. Bei honighaltigen Blumen wird durch tiefere oder unter Vorsprüngen, Haaren u. dergl. besser geschützte Lage der Nektarien der Honig teils gegen Regen, teils gegen die Ausbeutung durch kurzrüssligе Insekten geschützt. Thatsächlich nimmt mit der Tiefe der Honigbergung die Zahl der kurzrüssligen Besucher

ab, während die der langrüssligen sich bedeutend steigert. Dies zeigt folgende (nach Müller's Angaben umgerechnete)*) Tabelle.

Es empfingen Besuche (in $^0/_0$ des Gesamtbesuchs an jeder Blumenklasse)

	kurzrüssliger Insekten	mittelrüssliger Insekten	langrüssliger Insekten
Die Blumen mit völlig offenem Honig (25 Arten mit 757 Besuchen)	71,7 $^0/_0$	19,9 $^0/_0$	2,4 $^0/_0$
Die Blumen mit teilweise geborgenem Honig . . . (38 Arten mit 582 Besuchen)	50,0 $^0/_0$	33,4 $^0/_0$	16,6 $^0/_0$
Die Blumen mit verstecktem Honig (27 Arten mit 384 Besuchen).	35,5 $^0/_0$	35,4 $^0/_0$	29,2 $^0/_0$

Um die Blumen mit verstecktem Honig unter sich bezüglich ihres Insektenbesuches einem Vergleich unterwerfen zu können, benutzt Müller die Kompositen, bei denen der Pollen gleichmäſsig eine offene Lage hat, so dass die Wirkung der tieferen Honigbergung reiner hervortritt, als bei anderen Blumen, die mit versteckterer Lage der Nektarien auch eine ebensolche der Antheren verbinden. Einen Vergleich des Insektenbesuches von 10 Senecioniden, 15 Cichoriaceen und 10 Cynareen giebt folgende (ebenfalls umgerechnete) Tabelle.

Unter den Kompositenblumen empfingen Besuche (in $^0/_0$ des Gesamtbesuchs an jeder Blumenklasse)

	kurzrüssliger Insekten	mittelrüssliger Insekten	langrüssliger Insekten
Die Blumen mit geringster Tiefe der Honigbergung (10 Senecioniden m. 335 Besuchen)	50,4 $^0/_0$	33,1 $^0/_0$	16,7 $^0/_0$
Die Blumen mit mittlerer Tiefe der Honigbergung . . (15 Cichoriaceen m. 356 Besuchen)	18,5 $^0/_0$	53,3 $^0/_0$	29,2 $^0/_0$
Die Blumen mit tiefster Lage der Honigbergung . . (10 Cynareen m. 189 Besuchen).	10,0 $^0/_0$	29,1 $^0/_0$	60,8 $^0/_0$

*) Diese Umrechnung wurde vorgenommen, um das Ergebnis schärfer hervortreten zu lassen. Infolge eines übrigens unwesentlichen Fehlers beträgt die Quersumme der Procentzahlen in der ersten Zeile obiger Tabelle nicht 100, sondern nur 93, während die übrigen Zeilen die richtige Summe geben.

Hier zeigt sich also deutlich, dass bei den Kompositen mit der tieferen Bergung des Honigs auch der Besuch langrüssliger Insekten sich steigert, während der der kurzrüssligen Insekten trotz der offenen Lage des Blütenstaubs abnimmt. Aus diesen statistischen Ergebnissen zieht Müller den Schluss, dass „der überwiegenden Blumenthätigkeit der Bienen entsprechend, in den bei weitem meisten Fällen die Verlängerung der Blumenröhren durch den Vorteil gesteigerten Bienenbesuchs bedingt gewesen“ sei. Vorzugsweise den Wespen angepasste Formen, die sich durch sehr reichlichen, offen dargebotenen Honig auszeichnen, sind die Blumen von *Scrophularia* und *Symphoricarpus*. Von Blumen, deren Honig ausschliefslich dem langen und dünnen Rüssel der Schmetterlinge zugänglich ist, sind *Dianthus*, *Agrostemma*, *Lychnis vespertina*, *Saponaria*, *Lonicera Caprifolium* und *Periclymenum*, *Anacamptis*, *Gymnadenia* und *Platanthera* zu nennen. Aufser der Verlängerung der Blumenröhren bildet auch ein dichter Verschluss des Honigs durch besondere Konstruktioen wie bei *Linaria*, *Antirrhinum*, *Borrago*, *Symphytum*, *Anchusa*, *Salvia* u. a. ein wichtiges Mittel zur Abhaltung kurzrüssliger Insekten.

12. Da offen dargebotener Pollen dem Verderben durch Regen, dem Verzehrtwerden durch Fliegen oder Käfer, endlich dem Wegschleppen durch pollensammelnde Bienen ausgesetzt ist, und nur in den letzten beiden Fällen der Pollenverlust durch den Vorteil einer möglicherweise durch das pollenentnehmende Insekt herbeigeführten Bestäubung aufgewogen wird, ist anzunehmen, dass die Bergung der Antheren in erster Linie als Schutzmittel gegen Regen hervorgerufen sei. Da dieser Vorteil aber den Nachteil erschwerter Pollenübertragung mit sich bringt, so hat sich die Pollenbergung besonders bei solchen Blumen stärker ausgeprägt, deren Pollenübertragung durch Anpassung an einen bestimmten engen Besucherkreis bereits gesichert war. Die Bergung des Blütenstaubs wirkt also insofernbeschränkend, als sie den Zutritt solcher Besucher verhindert, die bei der Bestäubung entweder keine Rolle spielen oder durch Verzehren von Pollen direkt schädlich sind. Von hierher gehörigen Einrichtungen sind die zusammenhängenden Antherenkegel (von *Viola*, *Borrago*, *Symphytum*), die Bergung der Staubgefäfse in engen Röhren (*Myosotis*, *Vinca*), in her-

abhängenden, nicht zu weiten Glocken (*Asparagus*, *Convallaria*, *Erica*) oder unter einem gewölbten Regendach (*Iris*, *Labiaten*), die Blütenmechanismen mit vollständigem Antherenverschluss (*Fumariaceen*, *Papilionaceen*, *Rhinanthus* u. a.) und endlich die in Taschen versteckten Pollinien der *Orchideen* und *Asclepiadeen* die wichtigsten. Bei den letzteren Formen der Pollendarbietung findet die vollkommenste Sicherung für Anheftung an den entsprechenden Besucher und für Übertragung des Pollens auf die Narbe anderer Blüten statt. Derartige Mechanismen wirken zum teil so präzis, dass sie selbst bei Beschränkung der dargebotenen Blumennahrung auf Pollen (*Genista*, *Sarothamnus*) oder auf Blütenstaub und eingeschlossenen Zellsaft (*Cytisus*) oder lediglich auf Saft (*Orchideen*) trotzdem der betreffenden Pflanze Fremdbestäubung sichern. Unter den blumenbesuchenden Insekten sind die Bienen und in viel weniger zahlreichen Fällen auch die Falter die am besten den Blumen mit stark beschränktem Honig- und Pollenzutritt angepassten Bestäuber. Eine ähnlich enge Verknüpfung findet sich nur noch bei einigen Kesselfallenblumen (*Aristolochia Clematitis*, *Arum maculatum*), die ausschliefslich winzigen Dipteren den Zutritt gestatten.

c) Beschränkung des allgemeinen Insektenbesuchs durch Blütezeit und Standort.

13. Der Bestäuberkreis einer Pflanze wird durch die Jahres- und Tageszeit ihres Blühens, durch ihre geographische Verbreitung (im Zusammenhange mit der des Besuchers), endlich durch die Konkurrenz, die ihre Blumen mit anderen gleichzeitig blühenden zu bestehen haben, in einer bisher noch nicht näher erforschten Weise bestimmt.

Von den Blumeneigentümlichkeiten, die wie die in den obigen Sätzen besprochenen, nur mittelbar die Pollenübertragung durch Insekten herbeizuführen helfen, unterscheidet Müller diejenigen Einrichtungen, die in der Beschaffenheit des Pollens sowie der Narbe — also der Bestäubungsorgane selbst — liegen, wie leichte Zerstreubarkeit des Pollens bei Windblütern, Klebrigkeit derselben bei Insektenblütern, die Papillenbildungen der Narbe, die mannigfachen Vorkehrungen zum Aufladen des Pollens auf den Insektenkörper (Streumaschinen mancher *Scrophulariaceen*, Klebstoffdrüsen an den Antheren von *Marrubium*, *Sideritis*,

Klebscheiben der *Orchideen*, Klemmkörper der *Asclepiadeen*), sowie die Mafsregeln, die das Absetzen des Pollens auf der Narbe sichern.

Von hervorragender Wichtigkeit sind schliefslich die Ergebnisse, zu denen Müller hinsichtlich des Verhältnisses zwischen Fremd- und Selbstbestäubung innerhalb der einheimischen Blumenwelt gelangte. Er sagt darüber (a. a. O. p. 443): „Nur in engstem Zusammenhange mit dem thatsächlich stattfindenden Insektenbesuche lässt sich der Vorteil der Fremdbestäubung und der Sichselbstbestäubung richtig beurteilen und nur die völlige Vernachlässigung dieses Zusammenhangs macht es erklärlich, dass Hildebrand und Axell in ihrer Wertschätzung der beiden Bestäubungsarten zu gerade entgegensetzten Ergebnissen gelangt sind, indem Hildebrand in seiner Schrift über Geschlechterverteilung die Blüteneinrichtungen nach abnehmendem Grade der Verhinderung der Selbstbestäubung ordnet und diejenigen als die vollkommensten zu betrachten scheint, bei denen Selbstbestäubung am wenigsten möglich ist, während dagegen Axell nachzuweisen sucht, dass die Blüteneinrichtungen der Phanerogamen in einer und derselben Entwickelungsreihe fortgeschritten seien, als deren letzte vollkommenste Glieder er die sich regelmäfsig selbstbestäubenden Pflanzen betrachtet.“ Müller findet die Wahrheit in der Mitte und erkennt weder das Gesetz der vermiedenen Selbstbefruchtung in dem Sinne Hildebrand's an, noch teilt er die Ansicht Axell's von einer einzigen Vervollkommnungsrichtung der Phanerogamenblüten. Vielmehr behält er die Thatsache fest im Auge, dass Fremdbestäubung in zahlreichen Fällen mit Selbstbestäubung verbunden ist, und dass nur der eintretende oder ausbleibende Insektenbesuch es bedingt, ob die eine oder die andere Bestäubungsart verwirklicht wird. Um über die Verbindung dieser beiden Arten objektiv urteilen zu können, wäre eine zahlenmäfsige Angabe über ihr Vorkommen bei den von Müller genauer untersuchten Blumenformen erwünscht. Da derselbe eine solche Zusammenfassung leider nicht giebt, habe ich diese Lücke auf Grund seiner Beobachtungen auszufüllen versucht; bei der Zählung sind die Fälle, in denen Selbstbestäubung durch blumenbesuchende Insekten entweder beobachtet wurde oder als möglich angenommen werden kann, ausgeschlossen worden, um das Ergebnis nach keiner Seite hin zu trüben.

Von den 403 in Müller's Werk über Befruchtung beschriebenen Arten (incl. einiger Varietäten) sind:

homogam	100	Arten
dichogam	194	-
diklin	10	-
in der Sexualeinrichtung wechselnd	10	-
heterostyl	5	-
betreffs ihrer Einrichtung zweifelhaft*)	84	-
	403	Arten.

Von diesen 403 Arten sind:

bei ausbleibendem Insektenbesuch autogam	203	Arten
ausschliefslich allogam	104	-
betreffs dieser Verhältnisse zweifelhaft	96	-
	403	Arten.

Unter den 194 dichogamen Pflanzen sind:

bei ausbleibendem Insektenbesuch autogam	73	Arten
ausschliefslich allogam	56	-
zweifelhaft	65	-
	194	Arten.

Unter den 100 homogamen Pflanzen sind:

bei ausbleibendem Insektenesuch autogam	87	Arten
ausschliefslich allogam	8	-
zweifelhaft	5	-
	100	Arten.

Hieraus**) geht mit Evidenz hervor, dass nur ein hoher Grad von Dichogamie Selbstbestäubung ausschliefst, die jedoch bei vielen anderen dichogamen Pflanzen im Falle ausbleibenden Insektenbesuchs in der That eintritt. Letzteres geschieht auch bei der Mehrzahl der homogamen Arten, von denen

*) Als zweifelhaft wurden auch diejenigen Fälle betrachtet, in denen Müller eine Angabe über den Bestäubungsmodus unterlässt.

**) Zur Vermeidung von Missverständnissen über obige Zusammenstellung sei noch ausdrücklich hervorgehoben, dass, abgesehen von Kleistogamie, bei keiner der von Müller untersuchten Arten Einrichtungen vorhanden sind, welche bei eintretendem Insektenbesuche Fremdbestäubung erschweren oder verhindern, dagegen überaus zahlreiche, die eine solche erleichtern oder unvermeidlich machen.

nur eine Minderheit (8) ausschliefsliche Fremdbestäubung wegen der Stellung der Geschlechtsorgane u. dgl. erfährt. Auch kommt Müller (a. a. O., p. 444) zu der Vorstellung, „dass Fremdbestäubung einer Pflanze nützlicher ist als Selbstbestäubung, Fortpflanzung durch Selbstbestäubung aber immer noch unendlich vorteilhafter als gänzliches Ausbleiben der Befruchtung und der Fortpflanzung.“ Gegenüber der Ansicht Axell's betont Müller, dass von einseitiger Vervollkommnung in der Richtung gesteigerter Sicherheit der Selbstbefruchtung keine Rede sein könne, sondern dass sich vielmehr z. B. aus getrenntgeschlechtigen Blumen ebensowohl zwittrige als aus letzteren getrenntgeschlechtige entwickelt haben können. „Bei unzureichendem Insektenbesuche war es eine Vervollkommnung insektenblütiger Pflanzen von Diklinismus zu Monoklinismus überzugehen, bei durch reichlichen Insektenbesuch gesicherter Fremdbestäubung war die entgegengesetzte Umwandlung eine Vervollkommnung.“ Die thatsächlichen Beweise dafür findet Müller darin, dass innerhalb ganzer Gattungen und Familien, bei denen Dichogamie allgemein verbreitet ist, einzelne mit unscheinbaren und spärlich besuchten Blüten ausgestattete Arten sich als regelmäfsige Selbstbestäuber ausgebildet haben. Ferner erzeugen manche Arten mit ausschliefslicher Fremdbestäubung autogame und weniger augenfällige Nebenformen, während umgekehrt neben Arten mit regelmäfsiger Autogamie einzelne nächstverwandte Spezies vorkommen, die bei völliger Sicherung des Insektenbesuches die Möglichkeit der Selbstbestäubung eingebüfst haben. Müller zweifelt daher nicht daran, dass es für die ursprünglich vorhandenen Insektenblüten, solange sie nur einen geringen Grad der Anlockung für Insekten besassen, vorteilhafter war, die beiden Geschlechter in einer Blüte zu vereinigen und dadurch die Möglichkeit der Selbstbefruchtung zu gewinnen, während umgekehrt, sobald die regelmäfsige Pollenübertragung durch Insekten gesichert war, auch die Selbstbestäubung verloren gehen konnte und in zahlreichen Fällen bald durch Dichogamie oder Herkogamie, bald durch Rückkehr zum Diklinismus thatsächlich verloren gegangen ist. Müller weist ferner darauf hin, dass weder die Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem Insektenbesuch noch die Unausbleiblichkeit der Selbstbestäubung für sich allein einen richtigen Mafsstab zur Beurteilung einer Blumeneinrichtung liefern können, da die thatsächliche Mannigfaltigkeit der Blumen eine

viel zu grofse und selbst innerhalb derselben Familie und Gattung viel zu wechselnde ist, um das Vorhandensein einer einfachen Entwickelungsreihe oder auch nur einer einzelnen Vervollkommnungsrichtung erkennen zu lassen. Die verschiedenen Blumeneinrichtungen sind vielmehr innerhalb der verschiedenen Gruppen der Phanerogamen völlig unabhängig voneinander entstanden und haben sich bald in der Richtung gesteigerter Sicherung der Fremdbestäubung, bald umgekehrt nach der Seite gesicherter Autogamie vollzogen. Wie z. B. windblütige Pflanzen (einige *Plantago*-Arten) im Übergange zu Insektenblüten begriffen sind, so ist bei anderen (z. B. *Artemisia, Thalictrum*) auch Rückkehr zur Windblütigkeit erfolgt. Blütenmechanismen, die bei eintretendem Insektenbesuch mit staunenswerter Präcision Fremdbestäubung bewirken, bilden sich bei Insektenmangel nicht selten so um, dass Selbstbestäubung unausbleiblich ist (*Orchideen, Fumariaceen, Salvia*) oder finden in der Ausbildung kleistogamer Blüten einen Ersatz für die in den offenen Blüten verloren gegangene Möglichkeit der Selbstbestäubung (*Viola*). In ausdrücklichem Gegensatz zu Axell schliefst daher Herm. Müller sein Werk mit folgenden Worten: „Die Abhängigkeit der Insektenblüten von so mannigfaltigen, in verschiedener Art sich bewegenden, in ihren Häufigkeitsverhältnissen schwankenden, in ihrer Auswahl der aufzusuchenden Blumen von wechselnden, äufseren Bedingungen abhängigen Gästen, die in ihrer Nahrungsbedürftigkeit und ihrer Anpassung an die Gewinnung der Blumennahrung so mannigfache Abstufungen darbieten, musste der Wirkung der natürlichen Auslese nicht eine, sondern zahllose, verschiedene, oft auch rückläufige Richtungen der Vervollkommnung eröffnen und konnte nur so zur Ausbildung so wunderbar mannigfaltiger Blumenformen führen, wie sie thatsächlich vorliegen."

Durch das Werk Müller's erfuhr die Blütenbiologie nach verschiedenen Richtungen hin bedeutsame Förderung. Das Gesetz der vermiedenen Selbstbefruchtung im Sinne Hildebrand's erschien wesentlich modifiziert; eine tiefere Einsicht in die aufserordentlich enge Abhängigkeit der Blumeneinrichtungen von den Lebenszuständen ihrer Bestäuber war eröffnet und eine der merkwürdigsten Korrelationserscheinungen in der Organismenwelt überhaupt aus der Selektionstheorie Darwin's erklärt. Neben dieser spekulativen Erweiterung gewann die blütenbiologische Forschung durch

Müller gleichzeitig auch eine neue Methode, die eine Prüfung der Theorie auf Grund sicherer und zahlenmäfsig festgestellter Beobachtungen gestattete. Zwar kann die Blumenstatistik, der sich Müller bei Erforschung der thatsächlichen Beziehungen zwischen Blumen und Insekten zuerst in gröfserem Umfange bediente, an wissenschaftlicher Beweiskraft nicht den experimentellen Methoden an die Seite gestellt werden, der sich z. B. Darwin und Hildebrand bei ihren Bestäubungsversuchen mit heterostylen und dichogamen Pflanzen bedient hatten. Allein letzterer Weg reifst den einzelnen Pflanzenorganismus aus seiner natürlichen Verknüpfung mit der Umgebung und seinem biologischen Zusammenhange mit der Tierwelt heraus, und wenn gerade die Beziehungen letzterer Art den Schwerpunkt eines Problems bilden, dürfen wir dasselbe nur durch solche Beobachtungen zu fördern hoffen, welche die Thätigkeit der Blumenbesucher an den Blumen selbst zum Ausgangspunkt nehmen. Die Blumenflora und die Insektenfauna eines bestimmten Gebietes bilden das grofse Versuchsfeld des Blütenbiologen, auf dem er die ihm von der Theorie gestellten Fragen zu prüfen hat. Das einzige hierbei brauchbare Hilfsmittel liefert die Methode Müller's. Letzterer fuhr mit dem Sammeln von blumenstatistischem Material (Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. Verh. d. naturh. Ver. d. Preufs. Rheinl. und Westf. I. 1878, II. 1879 u. III. 1882) auch in der Folgezeit eifrig fort, ohne jedoch zunächst bei anderen Blütenbiologen damit Nachahmung zu erwecken.

In den Jahren 1873—1874 hatte Delpino den Schluss seines oben erwähnten, grofsartig angelegten Werkes über die Blumeneinrichtungen (Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. P. II. Fasc. 2. Milano 1875) vollendet und in demselben sich ein weitumfassendes Ziel gestellt. Für ihn handelt es sich um das Studium der Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und ihren Bestäubern nicht nur auf einem beschränkten Floren- und Faunengebiete, sondern er wählt aus der gesamten Blumenwelt einzelne ihm typisch erscheinende Vertreter aus und sucht ihren Bau aus der Korrelation desselben mit der Körperausrüstung und den biologischen Gewohnheiten bestimmter Blumenbesucher zu erklären; mit Vorliebe wendet er sich dabei den Pflanzen- und Tierformen der Tropen zu. Auch ist sein theoretischer Standpunkt wesentlich von dem Müller's verschieden. Zwar nimmt Delpino mit Darwin die Veränderlichkeit der Arten und ihre Descendenz von blutsver-

wandten, allmählich umgeprägten Stammformen an, allein er verwirft die von Darwin als artgestaltende, mechanisch wirkende Naturkraft gedachte Selektion; er geht vielmehr von der Grundvorstellung aus, dass der biologische Typus (oder „die Idee") das unveränderliche und herrschende Element aller Organisation sei, demgegenüber Form und Stoff als veränderlich und untergeordnet erscheinen. Beispielsweise liegt seiner Anschauung nach den Kesselfalleneinrichtungen der Blumen die biologische Idee zu Grunde, Insekten zeitweilig gefangen zu halten, um dadurch Kreuzung der Blüten zu bewirken. Der morphologische Wert der das Gefängnis herstellenden Organe wechselt dabei in mannigfachster Weise, indem seine Wand bald von einem Hochblatt, bald vom Kelch oder von der Blumenkrone, sein Verschluss bald von Staminodien, bald von Haaren des Kelches oder der Krone u. s. f. hergestellt wird. Für Delpino liegt die primäre Ursache des Variierens nicht in äufseren, mechanisch wirkenden Kräften, sondern im innern Wesen des Organismus selbst, der nach bestimmten Zielen gerichtete, biologische Gewohnheiten mehr und mehr ausbildet, die sich vererben, und der infolge unbekannter Verkettungen von Ursache und Wirkung seine vorhandenen Organanlagen — welcher Art auch deren morphologische Natur sein mag — allmählich in einer Reihenfolge von auseinander hervorwachsenden Formen (d. h. Arten) jenem Ziele entsprechend umgestaltet. Müller (Befrucht., p. 421) verwirft diesen Standpunkt als teleologisch. Da aber auch die Theorie Darwin's nach Müller's eigenem Geständnis (a. a. O., p. 424) über die primäre Ursache des Variierens nur unbestimmte und dunkle Vermutungen aufstellt und nur die Fixierung bereits eingetretener Veränderungen zu erklären vermag, so stehen sich die beiden Blumenentwickelungstheorien von Delpino und Müller als zwei mögliche Annahmen gegenüber, die schliefslich Sache des subjektiven Meinens und Glaubens sind.

In dem Schlussheft der „Ulteriori osservazioni etc." untersucht Delpino zunächst die sich auf Gesicht, Geruch und Geschmack der Besucher beziehenden Blumeneinrichtungen, sowie die Vorkehrungen, welche das Aufladen des Pollens auf den Körpers des Besuchers und das durch diesen herbeizuführende Bestäuben der Narbe gesetzmäfsig zustande bringen, und erörtert dann die Mittel der Fremdbestäubung wie Protandrie, Protogynie, Herkogamie u. a. an zahlreichen Beispielen. Hierauf wendet er

sich (a. a. O., p. 208—215) den Anpassungen der Blumen an bestimmte Besucherklassen zu und unterscheidet zunächst schwebende, sitzende und kriechende Blumenbesucher. Im Schweben saugen den Blumenhonig zahlreiche Nacht- und Dämmerungsfalter, ferner honigsaugende Vögel (*Trochiliden* und *Melophagiden*), vereinzelte Bienen (ausländische Arten von *Anthophora, Eucera, Euglossa*), endlich von Dipteren die *Bombyliden*. Die ihnen entsprechenden Blumenformen zeichnen sich allgemein durch den Mangel von Standflächen und Stützeinrichtungen aus, die den schwebenden Gästen ohne Nutzen sind. Eine sehr ausgesprochene Korrelation verknüpft die Länge des Saugorgans und des Flugvermögens derartiger Besucher mit der Röhren- oder Spornlänge der von ihnen bevorzugten Blumen. So entsprechen den *Sphingiden* der Tropen mit Rüsseln von 140—160 mm Länge Blumen von *Habenaria, Randia, Gardenia, Oxyanthus, Portlandia, Exostemma* mit 6—12 cm langen Honigröhren u. a. Speziell den bei Nacht fliegenden Schwärmern sind Blumen angepasst, die sich des Nachts öffnen und dann sehr starke, angenehme Gerüche ausströmen (Sphingophilae). Die am Tage die Blumen umschwärmenden tropischen Vögel werden vorzugsweise durch leuchtende Blütenfarben angelockt und unterscheiden sich daher durch diese von den in der Regel weifsen Nachtschwärmerblumen. Als Blumenbesucher, die im Sitzen saugen, kommen die Apiden, Wespen, Dipteren, Käfer, Tagschmetterlinge und einige Nachtfalter in Betracht, und den ihnen angepassten Blumeneinrichtungen fehlen daher niemals zum Niederlassen oder Stützen des Besuchers geeignete Teile. Vor allen zeichnen sich die Bienenblumen (Melittophilae) durch Bergung des Honigs in Behältern aus, deren Zugang nur mit Schwierigkeit aufzufinden ist; Safthalter, Saftdecken, Saftlöcher und Saftmale erreichen bei ihnen den höchsten Grad der Ausbildung. Durch tiefere Honigbergung werden einzelne Bienenblumen von dem Besuch kurzrüssliger Apiden ausgeschlossen. Die Wespenblumen H. Müller's führt auch Delpino als besondere Gruppe auf und vermutet, dass ihr Honig eine wespenanlockende Beschaffenheit haben möchte. Unter den Fliegenblumen (Myiophilae) ist eine ganze Reihe auf den Besuch winziger Dipteren aus den Familien der *Tipuliden, Psychoden* u. a. angewiesen; derartige Mikromyiophilen locken ihre Gäste entweder in ein zeitweiliges Gefängnis (*Aristolochia* u. a.) oder gewähren ihnen eine willkommene Herberge (*Aspidistra* u. a.); auch zeichnen sie sich durch bleiche,

gelbliche oder dunkelpurpurne, oft gestreifte oder gefleckte Farbenzeichnung, sowie üblen, bisweilen urinösen Geruch aus. Die Aasfliegenblumen (Sapromyiophilae), die vorwiegend durch Arten von *Sarcophaga, Calliphora* und anderen an Kadavern häufigen Musciden besucht werden, entwickeln ebenfalls Blumengefängnisse oder Herbergen (z. B. bei mehreren Arten von *Cypripedium, Arum Dracunculus, Hydnora, Rafflesia, Brugmansia, Dracontium foetidum* u. a.), oder entbehren (wie *Stapelia* und *Sapranthus*) derartige Einrichtungen. Ihre Farben sind dunkelpurpurn oder schwarzbräunlich mit verschiedenfarbigen Flecken und Streifen, ihr Geruch erinnert an den von Kadavern, faulen Fischen u. dergl.; einige (wie *Hydnora* und *Arum Dracunculus*) werden in untergeordneter Weise auch von Aaskäfern besucht. Die dritte Gruppe der Fliegenblumen, die Makromyiophilen, haben sehr wechselnde Formen, Farben und Gerüche, sind jedoch immer frei zugänglich und regelmäfsig gebaut. Häufig sind sie gelblich, grüngelblich oder fahl, riechen angenehm oder unangenehm, bisweilen nach Kot (wie *Brachystelma*) oder nach Sauerteig (wie *Asimina*); ihr Honig wird in sehr offener Lage dargeboten, was der geringen Blumentüchtigkeit der Fliegen entspricht.

Als Käferblumen (Cantharophilae) sind nach Delpino teils einige sehr grofse (von *Victoria regia, Euryale, Nymphaea, Magnolia* u. a.), teils sehr kleine, in dichten Inflorescenzen zuzammengedrängte Blüten (von *Cornus paniculata, Hydrangea quercifolia* u. a.) zu betrachten; sie sind selten honighaltig und bieten ihren Besuchern Pollen, geniefsbare Papillen oder Gewebeteile als Nahrung; viele von ihnen haben daher zahlreiche Stamina und Blumenblätter. Mikromelittophil nennt Delpino kleine, unansehnliche, meist weifsliche Blumen wie die von *Spiraea Aruncus* und einer *Coccoloba*-Art, die von einer aufserordentlichen Menge kleiner Insekten aus allen möglichen Gruppen der Hymenopteren, Dipteren und Koleopteren wahrscheinlich infolge einer Geruchswirkung aufgesucht werden.

Als kriechende Besucher endlich kommen nur die Gehäuse- und Nachtschnecken, vielleicht auch einige Dipteren in Betracht. Die ihnen entsprechenden Einrichtungen (Malakophilae) bestehen aus Inflorescenzen, deren Einzelblüten in auffallender Weise in derselben Ebene angeordnet sind (wie bei *Dracontium pertusum, Rohdea japonica, Anthurium, Dorstenia* u. a.); sie sind bisweilen auch makromyiophil.

Bezüglich dieser ganzen Einteilung der Blumen nach ihrer Anpassung an bestimmte Besucherklassen ist zu bemerken, dass sie von H. Müller in ähnlicher, jedoch nicht völlig übereinstimmender Umgrenzung bereits 1873 in dem Werke über Befruchtung (p. 15—16) auf Grund brieflicher Angaben Delpino's veröffentlicht worden ist.

Nach dem Bau der Blumeneinrichtungen unterscheidet Delpino eine ziemlich grofse Anzahl (47) von Typen, die er unter folgende dreizehn Hauptkategorien bringt:

1. Klasse. Gefängniseinrichtungen. „Die angepassten Bestäuber fallen in eine Höhlung, die vom Perigon, von der Korolle oder einem Hüllblatt hergestellt wird, und bleiben dort mehr oder weniger lange eingekerkert.“ Den ersten Typus dieser Klasse bildet *Aristolochia* mit mikromyio- und sapromyiophilen Unterformen; mikromyiophil sind z. B. *A. Clematitis, A. saccata* u. a., denen sich *Ceropegia elegans*, *Riocreuxia torulosa*, *Heterotropa asaroides*, *Asarum elegans*, *Thismia Brunoniana*, *Th. clandestina*, *Arum italicum* u. a. anschliefsen; sapromyiophil sind: *Aristolochia cymbifera*, *A. grandiflora*, *A. gigantea*, *A. cordiflora*, *Sapria Himalayana*, *Hydnora africana*, *Prosopanche Burmeisteri*, *Arisaema ringens*, *Arum crinitum* u. a. Den zweiten Typus bilden die Arten von *Cypripedium* und *Selenipedium*, den dritten *Coryanthes macrantha*, dessen Labellum nach Crüger (s. o., p. 116) eine mit Flüssigkeit gefüllte Schale herstellt; als Bestäuber dieser Blume vermutet Delpino aufser den von Crüger beobachteten Bienen auch Kolibris (nach einer Angabe von Gould *Eutoxeres Aquila*.)

2. Klasse. Herbergeeinrichtungen. „Die angepassten Bestäuber lassen sich in der Blumenhöhlung nieder oder verbergen sich in Inflorescenzen und verweilen dort längere Zeit in sicherem Versteck, können jedoch nach Belieben ins Freie gelangen.“ Hierher gehört *Aspidistra* mit mikromyiophilen Formen, wie *A. elatior* nebst *Tupistra nutans*, *Ataccia cristata*, *Tacca integrifolia*, *Asarum europaeum*, *Ambrosinia Bassii*, *Atherurus ternatus*, *Arisarum vulgare*, *A. proboscideum* und mit sapromyiophilen Formen (*Rafflesia*, *Brugmansia Zippelii*, *Amorphophallus campanulatus*, *Dracontium polyphyllum*, *Symplocarpus foetidus*, *Arum triphyllum*), ferner der Typus von *Magnolia* nebst den Nymphaeaceen (*Nelumbium*, *Nymphaea*, *Victoria regia*, *Euryale*), Arten von *Paeonia*, *Calycanthus floridus* und *Eupomatia laurina*, der Hydrangea-Typus

(*Hydrangea quercifolia, Cornus paniculata* und *sanguinea, Ligustrum vulgare, Fraxinus Ornus, Viburnum, Sambucus, Crataegus oxyacantha, Ornithogalum arabicum*), dessen Infloreseenzen von *Cetonien* und anderen lamellikornen Käfern zahlreich besucht werden, und endlich der Feigentypus (von *Ficus Carica, F. Sycomorus* u. a.) mit seiner merkwürdigen Anpassung an Gallwespen.

3. Klasse. Weitröhrige Blumeneinrichtungen. „Bei ihnen ist die verwachsenblättrige Krone als mehr oder weniger weite Röhre ausgebildet, deren Durchmesser der Dimension der Bestäuber entspricht. Letztere dringen mit ihrem ganzen Körper oder dem grösseren Teil desselben in die Röhre ein und verweilen nur so lange darin, als zum Sammeln von Pollen und Honig oder nur von Honig notwendig ist.“ Die Klasse umfasst den besonders von Kolibris besuchten *Datura*-Typus (*D. arborea, sanguinea, cornigera, Hippeastrum solandriflorum, Solandra laevis, Cantua buxifolia, Canna iridiflora, Fuchsia macrantha* mit 9 cm langem Kelch, *F. corymbiflora, F. fulgens*), den Glockentypus (*Campanula, Narcissus Pseudonarcissus, Colchicum autumnale, Crocus vernus, Gentiana acaulis*), den Fingerhuttypus mit Formen, welche den sie besuchenden Apiden den Pollen an der Bauchseite (*Cobaea scandens, Lisianthus acutangulus*) oder an der Rückenseite (*Digitalis purpurea, Acanthus mollis, Gladiolus segetum, Iris germanica, I. florentina, Serapias cordigera* und zahlreiche aufsereuropäische *Bignoniaceen, Scrophulariaceen, Acanthaceen, Gesneriaceen* und *Orchideen* wie *Cattleya, Trichopilia* u. a.) aufladen. Als Befruchter sind aufser Bienen bei den ausländischen Formen auch Vögel beteiligt.

4. Klasse. Hängende Blumeneinrichtungen. „Die Blütenachse hängt abwärts, die Korolle, das Perigon, der Kelch oder andere in radialer Richtung verschmolzene Organe bilden eine hängende, honigführende Röhre, in die der Schnabel, die Zunge oder der Rüssel des Besuchers oder auch ein Teil ihres Körpers eindringt.“ Unterformen dieser Klasse bilden der Typus von *Fuchsia* (*F. coccinea, Rigidella flammea, Vestia lycioides, Hebecladus biflorus, Ribes speciosum*) und der *Abutilon*-Typus (*A. striatum, Thibaudia bracteata, Clivia nobilis, Nicotiana Langsdorfii, Lachenalia pendula, Cadia purpurea*). Beide Typen sind überwiegend ornithophil.

5. Klasse. Kleinmündige Blumeneinrichtungen. „Sie unterscheiden sich nicht bedeutend von den vorangehenden, nur die Grössenverhältnisse sind geringer; die Blütenachse ist horizontal

anstatt hängend, die Blumenkrone oder der Kelch bilden eine bauchige oder buckelige Röhre, in deren Hohlraum Narbe und Antheren eingeschlossen sind. Die Mündung der Röhre ist ziemlich eng und erlaubt nur dem Schnabel oder der Zunge des Besuchers den Zugang.“ Wegen des Mangels an Stützorganen scheinen die Formen dieser Klasse ornithophil zu sein; es gehören z. B. *Tropaeolum tricolor*, *Siphocampylus microstoma*, *Hypocyrta strigillosa* und *glabra*, *Alloplectus concolor*, *Eccremocarpus scaber*, *Erica cerinthoides*, *E. ampullacea*, *E. ventricosa* und *retorta*, sowie andere *Ericaceen*, *Lobeliaceen*, *Tropaeoleen*, *Bignoniaceen* und *Gesneriaceen* des tropischen Amerika und des Kaplandes hierher.

6. Klasse. Lippenblumeneinrichtungen. „Symmetrische (unregelmäſsige) Blüten. Blütenachse horizontal oder abwärts geneigt. Nektarien fehlen niemals. Bezüglich zur Achse der Blüte liegen die Nektarien an der Unterseite, die Antheren und Narben an der Oberseite. Daher trifft die Bestäubungsfläche*), die stets oberständig und parallel zur Blütenachse gestellt ist, den Rücken der Bestäuber (nothotribe Bestäubung)“. Als Bestäuber fungieren nur Apiden und honigsaugende Vögel. Die Klasse enthält zunächst den eigentlichen Lippentypus mit den Untergruppen der Helmform (*Galeopsis*, *Lamium*, *Justicia ventricosa*, *Ravenia spectabilis*, *Epipactis*, *Cephalanthera*, *Spiranthes*, *Conospermum taxifolium*, *Orobanche*, *Tozzia*, *Euphrasia*, *Erythrina Crista galli*), der Rachenform (*Aphelandra cristata* und *aurantiaca*, *Lallemantia canescens*, *Pedicularis*, *Rhinanthus major*, *Salvia pratensis*, *glutinosa* u. a., die bienenblütig sind, während andere mit leuchtenden Farben ausgestattete Arten wie *S. fulgens*, *splendens* und *coccinea* wahrscheinlich von Kolibris bestäubt werden, *Curcuma cordata*, *Roscoea purpurea*), der Maskenform (*Antirrhinum*, *Linaria*, *Utricularia*, *Rhynchoglossum zeylanicum*, *Calceolaria*), der Unterlippenform (*Orchis*, *Listera*, *Alpinia nutans*, *Balsamina*, *Pinguicula*) und der einlippigen Form (*Teucrium*, *Ajuga*, zahlreiche *Lobeliaceen* und *Goodeniaceen*). Einen besonderen, vorzugsweise ornithophilen Typus bildet *Aeschynanthus*, bei dem die Bestäubungsfläche auſserhalb der Blütenhöhlung liegt (wie bei *A. grandiflorus*, *Gesneria bulbosa*, *Columnea hirsuta*, *Tecoma capensis*, *Bignonia venusta*, *Epiphyllum*

*) Als Bestäubungsfläche („area d'impollinazione“) bezeichnet Delpino die durch eine Ebene verbunden gedachten Punkte, in denen an einer Blüte der Körper des Besuchers mit dem in normaler Ausstreuungslage befindlichen Pollen in Berührung kommt.

truncatum, Ruellia macrophylla, Canna-Arten des tropischen Amerika, *Anigozanthos pulcherrima*). Endlich schliefst sich hier noch der Veilchentypus (*Viola, Gratiola, Epipogium Gmelini*) an.

7. Klasse. Schmetterlingsblumeneinrichtungen. „Die Blüten sind immer symmetrisch (unregelmäfsig), die Richtung der Blütenachse ist horizontal oder geneigt hängend, bisweilen völlig hängend. Ein Nektarium ist nicht immer vorhanden, aber wenn es vorhanden, liegt es stets an der Oberseite der Blüte, während die Bestreuungsfläche immer unterständig ist. Die Teile sind im Vergleich zur Lippenblumeneinrichtung gerade umgekehrt gestellt. Daher wird eine Lippenblume, bei der der Blütenstiel eine halbe Umdrehung macht, ohne weiteres zu einer Schmetterlingsblumeneinrichtung und umgekehrt.“ Einige farbenprächtige Blumen dieser Abteilung sind ornithophil. Sie umfasst zunächst den normalen Schmetterlings- oder kryptandrischen Typus, der in der gewöhnlichen Form (bei *Anagyris, Baptisia, Chorizema, Robinia, Collinsia bicolor, Polygala myrtifolia, Pelargonium rutaefolium, Pavia rubra, Corydalis cava, Diclytra)* auftritt oder sich mit Schnellvorrichtung (*Genista, Cytisus, Ulex, Spartium, Medicago, Indigofera, Desmodium, Maranta, Phrynium, Calathea, Thalia dealbata, Hyptis capitata, Schizanthus pinnatus, S. retusus, Polygala mixta*), mit Pumpeneinrichtung *(Lotus, Bonjeania, Tetragonolobus, Hippocrepis, Coronilla, Securigera, Anthyllis, Lupinus, Ononis*) oder mit Bürsteneinrichtung (bei den *Vicieen* und *Phaseoleen*) verbindet. Bei dem gymnandrischen Typus (*Ocymum basilicum, Prostanthera, Delphinium, Aconitum, Tropaeolum majus, Cuphea, Aquilegia*) fehlen Schiffchen und Flügel. Der Typus von *Amaryllis* oder *Rhododendron* umfasst wagerechte, honighaltige Blüten mit grofser Öffnung, deren Stamina entweder eingeschlossen sind, resp. nur wenig hervorragen (*Rhododendron, Funckia lancifolia, Lilium longiflorum, Hemerocallis coerulea, Alstroemeria peregrina, A. pulchra, Agapanthus umbellatus, Amaryllis formosissima, A. vittata, A. Reginae* u. a., *Pontederia azurea*) oder weit hervorstehen (*Echium, Aesculus, Dictamnus, Bauhinia forficata, Amherstia nobilis, Eucrosia bicolor, Capparis acuminata, Schistanthe peduncularis*). Der Melastomaceentypus besitzt koniglose Blüten und punktförmige Narben, die Stamina sind gröfstenteils der Unterseite der Blüte genähert und oberwärts gekrümmt, die Antheren öffen sich mit einem oder zwei Poren an der Spitze, der Pollen ist glatt, trocken und verstäubt leicht (so bei zahlreichen *Melastomaceen, Solanum*

amazonicum, Cassia floribunda, chamaecrista u. a., *Physostemon*). Beim *Strelitzia*-Typus sind Eingang und Dimension der Blüte sehr grofs; die beiden unteren, inneren Perigonblätter bilden einen Behälter oder eine lange Scheide, welche die Antheren hermetisch verschliefst, während die Narbe hervorragt. Die Blüten sind somit in höchstem Grade herkogam, der pollenbergende Behälter kann nur durch Besucher von grofser Körperkraft geöffnet werden, denen der Pollen auf die Brust aufgestrichen werden muss; die Nektarabsonderung ist aufserordentlich reichlich, die Blumenfarbe stark leuchtend. Die Einrichtung ist vorwiegend oder entschieden ornithophil (*Strelitzia Reginae* und *augusta*).

8. Klasse. Engröhrige Blumeneinrichtungen. „Das beständige und hauptsächliche Merkmal besteht in dem Vorhandensein einer ziemlich langen, bisweilen aufserordentlich langen, honigführenden Röhre oder eines ebensolchen Sporns. Diese Teile sind in der Regel so eng, dass von ihrem Besuch nicht allein Dipteren und Käfer, sondern auch langrüsslige Hymenopteren und honigsaugende Vögel ausgeschlossen sind.“ Nur der lange, dünne und auch an der Wurzel biegsame Rüssel der Sphingiden ist zur Ausbeutung dieser Blumen geeignet. Hiermit steht auch die nicht selten bei derartigen Schwärmer-Blumen vorkommende, rechtwinklige Knickung ihrer Röhren, sowie die starke Krümmung ihrer Sporne in Zusammenhang. Aufserdem sind sie Nachtblumen und strömen nach Sonnenuntergang starke, angenehme Gerüche aus. Die Klasse zerfällt in den langspornigen (*Gymnadenia conopea, G. albida, Linaria chalepensis, Anacamptis pyramidalis, Platanthera bifolia, chlorantha, Angraecum sesquipedale, A. caudatum, A. apiculatum, Habenaria longicauda, H. gigantea, H. procera, Limodorum falcatum, Impatiens scapiflora, Pelargonium nocturnum, P. lobatum*) und den langröhrigen Typus (*Saponaria officinalis, Lychnis vespertina, L. diurna, Lonicera Caprifolium, L. Periclymenum, L. sempervirens, L. longiflora, Pancratium maritimum, P. illyricum* und andere Arten, *Watsonia roseo-alba, Ruellia lilacina, Clerodendron capitatum, Massonia ensifolia, Gladiolus tristis, G. cuspidatus* (mit 8 cm langer Röhre), *G. carneus*, *G. angustus* (Röhre etwa 1 dm lang), *Babiana tubiflora, Ixia longiflora, Tritonia longiflora, Erinus lychnideus, Globba ophioglossa, Isotoma longiflora, Sanseviera longiflora, Clerodendron hastatum, Nierembergia calycina, Quisqualis indica, Callithauma viridiflorum, Brunfelsia undulata, Hedychium, Crinum, Plumeria, Gardenia pannea, Stan-*

leyana u. *thunbergia, Posoqueria versicolor, Exostemma longiflorum, Oxyanthus tubiflorus* und *speciosus, Randia Bowieana, Hillia longiflora, Portlandia grandiflora, Loranthus macranthus, Mirabilis Jalapa, Ipomoea Bona nox, Nicotiana noctiflora, N. persica, Oenothera anomala, missouriensis, caespitosa, longiflora* u. a.).

9. Klasse. Umfliegungseinrichtungen. „Sie sind ausschliefslich für schwebende, nichtsitzende Besucher eingerichtet, also nur für honigsaugende Vögel und Sphingiden. Die Besucher schweben um jede einzelne Blume herum, wenn es sich um die einfachste Form der Einrichtung handelt, oder um jede Inflorescenz, wenn der Apparat zusammengesetzt ist. Im Schweben bestäuben sie sich bei einigen hierhergehörigen Formen die Rückenseite, bei anderen die Bauchseite. Der Honig fehlt niemals, und ist meist reichlich, am reichlichsten bei den ornithophilen Typen. Die Bestäubungsfläche ist stets parallel mit der Umfliegungsfläche und liegt oberseits im Fall von Rückenbestäubung, unterseits im Fall von Brustbestäubung. Auch herrscht ein gewisser Luxus der Blumenfarben; sehr auffallend und glänzend sind sie bei der ornithophilen, weniger auffallend und häufig gelb oder rosa bei den sphingophilen Formen.“ Zunächst gehört der sphingophile *Methonica*-Typus mit einfachen, sechsseitigen, nach unten gerichteten Blumen hierher, die in sechs Taschen oder Kanälen Honig bergen und ihre beweglichen Antheren nebst dem wagerecht umgebogenen Griffel hervorstrecken (*Methonica superba* s. Fig. 13, *Lilium martagon, L. chalcedonicum*, vielleicht auch *Erythronium Dens canis*). Es folgt der ausschliefslich ornithophile *Stenocarpus*-Typus (mit *Stenocarpus Cunninghami*, sämtliche Arten von *Marcgravia*, sowie *Passiflora princeps*) entweder mit einfachen, starr aufrechten Blüten oder mit Dolden, die durch eine Umdrehung des blütentragenden Zweiges (bei *Marcgravia*) oder durch eine scharfe Umknickung des allgemeinen Blütenstieles (*Stenocarpus*) nach unten gewendet werden. Umfliegungs- und Bestäubungsfläche sind in jedem Falle ringförmig; letztere liegt tiefer als die honigbietende Schicht. Der Feuerlilientypus (mit *Lilium croceum*) hat grofse, glockenförmige, regelmäfsige, starr aufrechte Blumen mit einem abwärts führenden Honigkanal an der Basis jedes Blumenblattes; Antheren und Narbe ragen nur wenig hervor. Der Proteaceentypus (mit *Protea mellifera, Leucadendron grandiflorum, Protea speciosa, P. acuminata, P. latifolia, P. longiflora, Haemanthus, Embothrium speciosissimum*, zahlreichen *Mutisieen* Südamerikas) zeigt röhrige, oft sehr lange Einzelblütchen, die zu

Körbchen oder aufrechten Köpfchen zusammengestellt sind. Apiden sind wegen der Länge der Honigröhren ausgeschlossen, die glänzenden Farben und der reichliche Honig deuten vielmehr auf honigsaugende Vögel; die Umfliegungsfläche ist centrisch*) und liegt höher als die Bestäubungsfläche; beide liegen parallel zu der Breitenausdehnung des Blütenköpfchens. Bei dem vorwiegend ornithophilen *Callistachys*-Typus (*Norantea guyanensis, Callistemon, Calothamnus, Metrosideros speciosa, Banksia, Dryandra*) endlich kommen cylindrische Ähren oder Trauben zur Ausbildung, die durch brillant rotgefärbte, zahlreiche Stamina, Hochblätter u. a. auf die Besucher anlockend wirken; die Bestäubungs- und Umfliegungsfläche ist peripherisch-cylindrisch, die Honigabsonderung aufserordentlich reich. Vielleicht gehören auch einige riesige Tropenblumen mit sehr langen, zahlreichen Staubgefäfsen, an deren Basis ein honigreicher Safthalter liegt (wie *Carolinea, Pachira, Bombax insigne, Caryocar nuciferum*) zu diesem Typus.

10. Klasse. Umwanderungseinrichtungen. „Derartige Apparate sind aufrecht oder fast aufrecht, regelmäfsig, einfach oder zusammengesetzt, immer multilateral mit horizontaler Flächenausdehnung. Honig fehlt niemals; die Bestäubungsfläche trifft in einigen Fällen den Rücken, in anderen die Bauchseite der Besucher. Ausschliefsliche oder vorwiegende Besucher sind die Apiden; sie schweifen entweder auf dem ganzen Blütendiskus umher (*Helianthus*) oder nur in einer ringförmigen Zone im Umkreis des Blütencentrums (*Passiflora, Sweertia, Nigella*). Die honigbietende Fläche liegt immer tiefer als die Bestäubungsfläche.“ Bei dem Passiflora-Typus (mit *Passiflora coerulea, Napoleona imperialis*) breiten sich über einer durch ein Gitter verdeckten, honigführenden Kammer oder Ringfurche im Kreise die wagerechten Staubgefäfse und Narben aus, so dass der Rücken der auf dem Gitter oder der Blütenausbreitung umherwandernden Bienen von Pollen gestreift wird. Auch sind die Typen von *Nigella* (*Nigella arvensis, N. damascena, Sweertia perennis, Helonias glaberrima, H. bracteata*) und *Helianthus* (*H. annuus* und andere Kompositen) hierherzurechnen.

*) Unter einer centrischen Bestäubungs- oder Umfliegungsfläche versteht Delpino eine solche von kreisförmiger Gestalt, deren Mittelpunkt senkrecht über dem Blütencentrum (d. h. dem Ovarium) liegt; sie schneidet die Blütenachse in einem mehr oder weniger vom Centrum entfernten Punkte und ist parallel mit der Breitenausdehnung der Blüte.

11. Klasse. Umkriechungseinrichtungen. „Derartige Apparate sind immer zusammengesetzt, d. h. Inflorescenzen. Ein einziger Charakterzug bezeichnet sie, nämlich eine auffallende Flachheit der blühenden Oberfläche der Blütenstände. Der Zweck dieser Anpassung springt in die Augen und besteht darin, besagte Oberfläche für das Umherkriechen von sonderbaren Bestäubern geeignet zu machen. In einigen Fällen sind es gröfsere oder kleinere Schnecken, in andern wahrscheinlich kleine Fliegen, in noch anderen Besucher aus beiden Tierklassen. Honig fehlt gänzlich; die Lockspeise besteht in Pollen für Fliegen, in geniefsbarem Gewebe für Schnecken.“ Der *Rohdea*-Typus (mit *Rohdea japonica*, *Dracontium pertusum*) hat eine peripherisch-cylindrische Umkriechungsfläche, die Einzelblüten sind sehr compakt, sehr flach und an einem cylindrischen Kolben zusammengedrängt. Ein eigenartiger Geruch scheint stark anlockend auf die Schnecken zu wirken. Bei dem *Anthurium*-Typus (*Anthurium lanceolatum*, *A. Scherzerianum*, *Dorstenia ceratosanthes* u. *D. Houstoni*) ist die Einrichtung ähnlich, aber die schwarzpurpurne oder blutrote Farbe, sowie die weniger verflachten Blüten sprechen für Makromyiophilie. Der *Chrysosplenium* - Typus endlich ist doldenstraussartig, mit Hochblättern versehen, von goldgelber Farbe und auffallend verflacht.*)

12. Klasse. Anklammerungseinrichtungen. „Bei dieser Klasse bilden die ziemlich kurzen und zusammenhängenden Stamina und Griffel eine Gruppe, an der sich die Bestäuber anklammern, um entweder Pollen zu plündern oder Pollen und Honig gleichzeitig zu gewinnen. Dabei bestäuben sie sich notwendigerweise die Brust und vollziehen mit grosser Leichtigkeit Fremdbestäubung. Die Blumenfarben sind die gewöhnlichen, Gerüche fehlen fast ganz oder sind wenig ausgesprochen.“ Beide hierhergehörige Typen — der *Borrago*-Typus (mit *Borrago officinalis*, *Cyclamen europaeum*, *coum*, *persicum*, *Dodecatheon meadia*, *D. integrifolium*, *Solanum dulcamara*, *S. nigrum*, *S. tuberosum*, *S. lycopersicum*, *Verbascum Myconi*,

*) Delpino sah an *Chrysosplenium alternifolium* kleine Schnecken die Brakteen und die Blütenteile verzehren und fand die Blüten honiglos; H. Müller beobachtete Nektarausscheidung und beobachtete aufser kleinen Schnecken (*Succinea*) mehrere kleine Fliegen, kleine Käfer und Mikrohymenopteren als Besucher. Später (vgl. Bot. Jahrb. 1874, p. 894 Anm.) neigte sich auch Delpino der Ansicht zu, die Pflanze als einem gemischten Besucherkreise angepasst zu betrachten.

Galanthus nivalis, Leucojum vernum, Conanthera bifolia, Cajephora lateritia, zahlreichen Arten von *Loasa, Sollya linearis, Pittosporeen, Dianella coerulea* und der zusammengesetzten Einrichtung von *Prenanthes purpurea*) und der *Verbascum*-Typus (*Verbascum nigrum* und andere Arten, *Tradescantia virginica, Celsia arcturus, Anagallis latifolia, Arthropodium paniculatum, Tricoryne elatior, Bulbine semibarbata, Stypandra, Trachyandra, Helianthemum, Sparrmannia, Chelidonium majus*) — sind melittophil.

13. Klasse. Offene, regelmäfsige Blumeneinrichtungen. „Alle weniger vollkommenen und einfacheren Blumeneinrichtungen, die nicht bei einer der vorangehenden untergebracht werden können, gehören in diese Klasse. Die Blüte ist sehr weit geöffnet, der Honigzugang bietet keine Schwierigkeit, es bedarf keines besonderen Hilfsmittels von Stützorganen, Saftwegen, Saftdecken u. a. Aus diesem Grunde sind im Allgemeinen genannte Blumen sehr selten auf specielle Bestäuber angewiesen, sondern werden von den verschiedensten Insekten, wie Fliegen, Bienen und blumenliebenden Käfern besucht, in einigen seltenen Fällen findet vorzugsweise Bestäubung durch Tagfalter, in keinem eine solche durch honigsaugende Vögel und Sphingiden statt. Die Dimensionen sind sehr veränderlich.“ Die Klasse zerfällt in 5 Untergruppen von Einrichtungen, die als grünblütig, schwarzblütig, vielblütig, schön- und kleinblütig bezeichnet werden. Zum grünblütigen *Rhamnus*-Typus werden gezählt: *Rhamnus catharticus, Rh. Frangula, Evonymus europaea, E. latifolia, E. japonica, Paliurus aculeatus, Rhus, Ilex Aquifolium, Amyris polygama, Adelia Acidoton, Euphorbia silvatica, E. amygdaloides, E. Characias* u. a. *Hedera Helix, Buxus sempervirens, Ribes rubrum, R. alpinum* und zahlreiche *Umbelliferen*. Zu der schwarzblütigen, makromyiophilen Abteilung gehören der *Uvaria*-Typus (*Asimina triloba, Uvaria nicaraguensis, Thottea grandiflora*) mit glockigen, hängenden, übelriechenden Blumen, der *Stapelia*-Typus (*Stapelia*-Arten, *Boucerosia, Caralluma*) mit mittelgrofsen, aufrechten, von Aasfliegen besuchten Blumen, und der Schwarzblümchentypus (*Periploca graeca, Microstemma* nebst Verwandten, *Brachystelma, Cynanchum nigrum, Evonymus verrucosa, Aucuba japonica, Xanthorrhiza apiifolia, Bragantia Wallichii, Asiphonia piperiformis, Ruscus aculeatus, Streptopus amplexifolius*) mit kleinen oder sehr kleinen, unangenehm riechenden Blüten. Die Abteilung der Vielblütigen bilden der *Aster*-Typus (zahlreiche *Kompositen*, *Actinotus Helianthi, Astrantia maxima,*

major u. a., *Bupleurum, Cupularia viscosa)*, der Skabiosentypus (*Cephalaria, Scabiosa, Brunonia, australis, Pimelea spectabilis, P. hispida, P. Hendersoni, Valeriana officinalis, V. tripteris, Fedia cornucopiae, Jasione montana*) und der Tagfaltern angepasste *Trachelium*-Typus (*Trachelium coeruleum, Centranthus ruber)* mit engspornigen Blumen. Zur schönblumigen Gruppe werden die Typen von Papaver (*P. Rhoeas, orientale, Tulipa Gesneriana, T. Clusiana, Chelidonium Glaucium, Cistus ladaniferus, C. formosus, Anemone hortensis, A. coronaria*), von Rosa (*R. bengalensis, damascena* u. a., *Camellia japonica, Gordonia lasianthos, Rhodoleja Championi, Hibbertia volubilis, Dillenia scabrella, D. speciosa)* und der Hahnenfufstypus (*Ranunculus*-Arten, *Eranthis, Anemone nemorosa, A. trifolia, A. hepatica, A. ranunculoides, Aremonia, Agrimonia, Rubus, Potentilla, Geum, Hypericum perforatum, humifusum* u. a., *Erodium, Geranium, Scilla bifolia* u. a.) gezählt. Den kleinblumigen Typus endlich bilden zahlreiche *Alsineen* von der Form der *Alsine media*, viele kleinblumige *Kruciferen* wie *Capsella bursa pastoris, Erophila verna*, viele Arten von *Veronica* u. a.

In einem Anhange seines Werkes beschrieb Delpino das von ihm bei Vallombrosa beobachtete Vorkommen von zweierlei nebeneinander auftretenden und gleichzeitig blühenden Individuen der monöcischen *Juglans regia*, von denen die eine Gruppe in hohem Grade proterogyn, die andere in ebenso hohem Grade protandrisch war, und die sich wechselweise bestäubten. Der Zeitunterschied in der Reifezeit der beiden Geschlechtsorgane betrug etwa eine Woche. Er bezeichnete diesen interessanten Fall als zeitlichen Dimorphismus (im Gegensatz zum räumlichen Dimorphismus oder der Heterostylie). Derselbe ersetzt nach Delpino die Heterostylie bei anemophilen Pflanzen und kann mit dieser als Pleiontismus zusammengefasst werden.*)

Die oben in ihren wesentlichsten Stücken mitgeteilte Klassifikation der Blumeneinrichtungen wurde von H. Müller (im Bot. Jahresb. 1874, p. 881 ff.) als willkürlich und teilweise unrichtig getadelt. Dem gegenüber ist jedoch hervorzuheben, dass trotz mancher, bei einem so umfangreichen Unternehmen unvermeidlichen Fehler die von Delpino durchgeführte Charakteristik der biologischen Blumen-

*) Ein gleicher Fall kommt bei *Corylus Avellana* vor. Auch einige insektenblütige Pflanzen wie z. B. *Syringa vulgaris* und *Veronica spicata* bilden gleichzeitig protandrische und protogyne Individuen nebeneinander aus (nach Müller, Bot. Jahrb. 1874, p. 896).

typen als einer der geistreichsten und grofsartigsten Versuche zur Lösung einer Aufgabe gelten muss, die ihrer Natur nach nie abgeschlossen sein wird, sondern je nach dem veränderten Standpunkt des Wissens immer von neuem der Verbesserung und Ergänzung bedarf. Für die Zeit ihrer Publikation bilden die Ulteriori osservazioni ein gewissermafsen abschliefsendes Werk, in welchem auch die Blumenformen der Tropenwelt zum erstenmale eine zusammenhängende, biologische Interpretation fanden.

Machen wir an dieser Stelle unserer historischen Darstellung Halt und blicken auf den Entwickelungsweg zurück, den die Blütenbiologie seit dem Erscheinen von Darwin's Orchideenwerk bis zu Delpino's letzterwähnter Schrift durchlaufen hat, so erscheint zunächst das rapide Wachstum dieses Forschungszweiges in einem verhältnismäfsig kurzen Zeitraum bemerkenswert. Anderthalb Jahrzehnte hatten genügt, um einen Standpunkt zu gewinnen, der durch Sicherheit der Methoden und in der Bestimmtheit der gestellten Probleme der noch in der Mitte des 19. Jahrhunderts herrschenden Forschungsweise bedeutend überlegen war. Auch der Gedankenreichtum und die Vielseitigkeit der Gesichtspunkte hatte zugenommen, wenn auch nicht geleugnet werden kann, dass viele der durch Darwin, Hildebrand, Delpino, Fritz und Hermann Müller zur Geltung gebrachten Anschauungen bereits von Kölreuter und Sprengel etwa ein Jahrhundert vorher in ihren Grundzügen entwickelt worden waren. Die von diesen Männern ausgehenden Strahlen neuer Ideen und Forschungsrichtungen sehen wir in Darwin's Geiste vereinigt. Nachdem im Anfang der sechziger Jahre durch anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen die Sexualitätslehre der Blütenpflanzen neubegründet war, gelang es Darwin, gerade von den Sexualitätseinrichtungen aus ein unerwartetes Licht auf die bisher vorwiegend vom systematisch-morphologischen Standpunkt betrachteten Baueigentümlichkeiten der Blumen und auf die innigen biologischen Wechselbeziehungen der Organismen überhaupt zu werfen. Erst auf diesem Fundament konnte eine wissenschaftlich begründete Blütenbiologie sich aufbauen.

Kapitel V.

Die letzten blütenbiologischen Werke Darwin's (1876—1877).

In vorausgehenden Abschnitten wurde gezeigt, wie Ch. Darwin durch das Studium der Bestäubungseinrichtungen bei Papilionaceen, Fumariaceen, Orchidaceen u. a., sowie der Fortpflanzungsverhältnisse heterostyler Pflanzen wie *Primula, Linum, Lythrum* u. a. immer mehr in der Überzeugung befestigt wurde, dass „die Natur vor beständiger Selbstbefruchtung zurückschreckt", und dass zumal in Zwitterblüten zahlreiche, zum teil sehr komplizierte Einrichtungen vorhanden sind, die eine Kreuzung zwischen den Blüten verschiedener Individuen mit mehr oder weniger Sicherheit herbeiführen. Dass nebenher in zahlreichen Fällen auch Selbstbefruchtung stattfindet, hat auch Darwin niemals bestritten. Es war ein besonderes Verdienst Hermann Müller's, durch genaue Feststellung sowohl des Blütenbaues, als des thatsächlichen Insektenbesuches an einer grofsen Zahl in Mitteleuropa verbreiteter Pflanzenarten den Nachweis zu führen, in welchem Grade bei jeder einzelnen Spezies Selbstbefruchtung verwirklicht oder ausgeschlossen erscheint. Als Hauptergebnis dieser Untersuchung stellte sich heraus, dass der Autogamie bei der Befruchtung der einheimischen Pflanzen eine viel umfangreichere Rolle zukommt, als manche Anhänger Darwin's eingestehen wollten, die in dem eben zitierten Satze das Wort beständig übersahen oder absichtlich unterdrückten. Leider hat Müller es verabsäumt, in seinem Werke über die Befruchtung der Blumen ein summarisches Facit aus seinen Beobachtungen über das Verhältnis der Fremd- und Selbstbestäubung zu ziehen (s. oben, p. 173). Hatte man vor Darwin der Autogamie eine gröfsere Bedeutung beigelegt, als ihr zukommt, so folgte auf die Entdeckungen des englischen Forschers eine Periode, in der man

sämtliche Bestäubungseinrichtungen ohne weiteres in Zusammenhang mit der durch sie herbeigeführten Fremdbestäubung zu bringen und aus derselben zu erklären pflegte. Nur so ist es zu verstehen, dass einzelne Gegner Darwin's, wie Henslow, Meehan u. a. beständig neubeobachtete Fälle von Autogamie als vermeintlichen Beweis gegen Darwin vorbrachten, statt solche Fälle aufzusuchen, in welchen die Fremdbestäubung auch im Laufe zahlreicher Generationen mit Notwendigkeit ausgeschlossen ist. Allerdings waren zu Anfang der siebziger Jahre direkte Beweise für die vorteilhafteren Wirkungen der Kreuzung — abgesehen von den Erfahrungen, die Darwin in seinen Werken über den Ursprung der Arten und über das Variieren der Tiere und Pflanzen mitgeteilt hatte — in gröfserem Umfange auf botanischem Gebiet noch nicht geliefert. Jedoch hatten die Beobachtungen über die Fruchtbarkeit bei legitimen und illegitimen Verbindungen heterostyler Pflanzen deutlich die Vorzüge der Kreuzung zwischen Pflanzen ungleicher Abstammung erkennen lassen; die Nachkommen aus einer Verbindung zwischen Pflanzen derselben Form erschienen in ihrer geschwächten Fruchtbarkeit, ihrem abortierten Pollen, dem zwerghaften Wuchs u. a. durchweg den Produkten hybrider Vermischung vergleichbar. Auch waren bereits aus älterer und neuerer Zeit eine Reihe von Pflanzen bekannt, die sich bei Bestäubung mit ihrem eigenen Pollen als unfruchtbar erweisen (selbststerile Pflanzen), wie *Verbascum phoeniceum* nach Versuchen von Kölreuter, *Lobelia fulgens* und Arten von *Passiflora* nach Gärtner, mehrere Spezies von *Maxillaria* (nach Scott) und andere Orchideen, wie Arten von *Oncidium, Notylia, Gomeza, Stigmatostalix, Burlingtonia* nach Fr. Müller (Bot. Zeit. 1868, p. 113—116), der bei diesen Arten „Staubmassen und Narbenflächen desselben Stockes wie tötliches Gift aufeinander wirken" sah*), *Bignonia* (s. Fr. Müller „Befruchtungsversuche an Cipó alho", Bot. Zeit. 1868, p. 625—629), *Tabernaemontana echinata* (s. Fr. Müller, Botanische Notizen in Bot.

*) Am raschesten zeigt sich diese Wirkung nach Fr. Müller (a. a. O.) „bei *Notylia*, wo gar keine Schlauchbildung eintritt und schon nach etwa zwei Tagen die Staubmassen durch und durch schwarz sind und ebenso die Narbenfläche, und bald darauf die Blüten abfallen." In anderen Fällen beginnt nach eingetretener Schlauchbildung eine Bräunung auf der Grenze zwischen Blütenstaub und Narbe nach 7—8 Tagen. Fremder Pollen einer andern Art hat eine solche Wirkung nicht.

Zeit. 1870, p. 274), *Corydalis cava* und *Hypecoum grandiflorum* (nach Hildebrand, Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VII, p. 464), *Papaver alpinum* (nach Hoffmann in Haarl. Nat. Verh. 1875) u. a. In mehreren Fällen, z. B. bei *Eschscholtzia californica* (nach Fr. Müller, Bot. Zeit. 1868, p. 115 u. 1869, p. 224—225) und *Abutilon Darwinii* (nach Fr. Müller, Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. VII, 1872 u. 1873) zeigten die Pflanzen bei Bestäubung mit eigenem Pollen je nach den Umständen der Kultur bald vollkommene Selbststerilität, bald mehr oder weniger Fruchtbarkeit. Auch Darwin hatte mehrere solcher Fälle durch eigene Versuche geprüft und die Selbststerilität z. B. bei *Reseda odorata* und *lutea, Senecio cruentus, Thunbergia alata* u. a. als eine nicht allen Individuen derselben Spezies zukommende Eigenschaft nachgewiesen. Andrerseits entdeckte er Fälle, in denen bei Bestäubung mit eigenem Pollen in hohem Grade fruchtbare Varietäten, z. B. bei *Mimulus luteus, Ipomoea purpurea* u. a. auftreten (selbstfertile Pflanzen). Eine Zusammenfassung aller hierher gehörigen Versuche und Beobachtungen gab Darwin in seinem Werke: The Effects of Cross- and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom (London 1876), in welchem er zugleich die bisher nur ungenügend beantwortete Frage nach den Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung durch höchst sorgfältige Untersuchungen beantwortete. Darwin wurde auf dieselben durch den Umstand geführt, dass er gelegentlich zwei grofse Beete von selbstbefruchteten und gekreuzten Sämlingen von *Linaria vulgaris* nebeneinander gezogen hatte und zu seiner Überraschung einen bedeutenden Unterschied in dem Wuchs und der Kräftigkeit derselben wahrnahm. Dies veranlasste ihn zu einer Reihe von Versuchen, die er über ein Jahrzehnt hindurch in einem aufserordentlichen Umfange und mit mustergiltiger Objektivität fortsetzte, ehe er die Ergebnisse in dem genannten Buche veröffentlichte. Die Versuche (ca. 1000) wurden in der Weise angestellt, dass zunächst einige Pflanzenexemplare vor der Blütezeit unter ein dichtmaschiges Netz gestellt und dann einige bezeichnete Blüten mit ihrem eigenen Pollen, andere mit Pollen von einem verschiedenen Individuum (ohne Kastration) gekreuzt wurden. Die später geernteten Samen wurden je nach ihrem Ursprunge gesondert, nebeneinander auf feuchtem Sande zum Keimen gebracht, je zwei zu derselben Zeit entwickelte Keimpflanzen beiderlei Art ausgewählt und dann beide auf entgegengesetzte Seiten desselben Topfes gepflanzt, so dass die Säm-

linge möglichst unter denselben Kulturbedingungen standen; in anderen Fällen wurden die Keimpflanzen auch in zwei langen Reihen nebeneinander in freies Land gesetzt. Der Vergleich der erwachsenen und samenreifen Pflanzen bezog sich auf die absolute Wuchshöhe der einzeln gezogenen Pflanze oder auf das mittlere Wachstum der dicht stehenden Exemplare, auf ihr Gewicht und auf ihre Fruchtbarkeit; letztere wurde nach verschiedenen Methoden (Zahl der hervorgebrachten Früchte, mittlere Anzahl der in einer Frucht durchschnittlich gebildeten Samenkörner, mittleres Gewicht der Körner in einer Frucht) beurteilt. Die Versuche wurden teilweise bis zur 10. Generation fortgesetzt, wobei entweder die Blüten der aus Selbstbefruchtung erhaltenen Pflanzen wiederum selbstbefruchtet oder die Blüten der aus Kreuzung entstandenen Exemplare mit Pollen von einer anderen Pflanze desselben Satzes bestäubt wurden; naturgemäfs waren dabei die gekreuzten Descendenten in den aufeinander folgenden Generationen mehr oder weniger mit einander verwandt. In einzelnen Fällen wurde daher auch Kreuzung mit einem frischen Stamm vorgenommen, indem die bisher untereinander gekreuzten Pflanzen mit Pollen von einem nicht direkt verwandten Individuum, das unter ganz verschiedenen Lebensbedingungen erwachsen war, befruchtet wurden. Von den sehr zahlreichen Versuchsergebnissen Darwin's können hier nur einzelne Beispiele citiert werden.

(In den folgenden Tabellen wurde überall die bei Kreuzung erhaltene Zahl zu 100 genommen.)

Tabelle A. Vergleichung zwischen selbstbefruchteten und gekreuzten Pflanzen von *Ipomoea purpurea* in fünf aufeinander folgenden Generationen hinsichtlich der Wuchshöhe und der Fruchtbarkeit.

	Verhältnis der Wuchshöhe	Verhältnis der Fruchtbarkeit
1. Generation . . .	100 : 76	100 : 93
2. „ . . .	100 : 79	— —
3. „ . . .	100 : 68	100 : 94
4. „ . . .	100 : 86	100 : 94
5. „ . . .	100 : 75	100 : 107

Tabelle B. Vergleichung von Pflanzen, deren Eltern mit einem frischen Stamm gekreuzt waren, und von selbstbefruchteten

Pflanzen (resp. von Descendenten eines und desselben, während mehrerer Generationen untereinander gekreuzten Stammes) hinsichtlich der Wuchshöhe und der Fruchtbarkeit.

	Verhältnis der Wuchshöhe	Verhältnis der Fruchtbarkeit
Ipomoea purpurea (Kreuzung unter Verwandten)	100 : 78	100 : 51
Mimulus luteus (Selbstbefruchtung)	100 : 52	100 : 3
Iberis umbellata (Selbstbefruchtung)	100 : 89	100 : 75
Eschscholtzia californica (Selbstbefruchtung)	100 : 118	100 : 40
Eschscholtzia californica (Kreuzung unter Verwandten)	100 : 94	100 : 45
Dianthus caryophyllus (Selbstbefruchtung)	100 : 81	100 : 33
Dianthus caryophyllus (Selbstbefr. u. nachfolg. Kreuz. unter Verw.)	100 : 85	100 : 45
Petunia violacea (Selbstbefruchtung)	100 : 63	100 : 46
Petunia violacea (Kreuzung unter Verwandten)	100 : 146	100 : 54
Anagallis collina (Selbstbefruchtung)	100 : 66	100 : 6

Tabelle C. Vergleichung der Wirkung einer Kreuzung an Blüten der nämlichen Pflanze und Kreuzung zwischen verschiedenen Pflanzen mit der von Selbstbefruchtung.

	Verhältnis der Wuchshöhe bei Kreuzung zwischen Blüten der nämlichen Pflanze und bei Selbstbefrucht.	Verhältnis der Wuchshöhe bei Kreuzung zwischen Blüten verschiedener Pflanzen und bei Selbstbefrucht.
Digitalis purpurea	100 : 92	100 : 70
Ipomoea purpurea	100 : 124	100 : 77
Mimulus luteus	100 : 105	100 : 65
Pelargonium zonale	100 : 100	100 : 74
Origanum vulgare	100 : 100	100 : 86

Tabelle D. Vergleichung der relativen Fruchtbarkeit von Pflanzen gekreuzter und selbstbefruchteter Abstammung, beide Sätze in derselben Art und Weise bestäubt.

	Relative Fruchtbarkeit
Ipomoea purpurea (nach der Zahl der Samenkörner auf die Kapseln)	100 : 99
Ipomoea purpurea (nach der Zahl der Kapseln u. der mittl. Zahl der Samenk.)	100 : 45
Mimulus luteus (nach dem durchschnittlichen Gewicht der Samenkörner)	100 : 30
Mimulus luteus (nach d. Zahl d. Kapseln u. dem mittl. Gewicht d. Samenk.)	100 : 2
Eschscholtzia californica (nach der mittleren Zahl der Samenkörner)	100 : 78
Eschscholtzia californica (nach der Zahl der Kapseln u. der mittl. Zahl der Samenk.)	100 : 89

Tabelle E. Eingeborene Fruchtbarkeit von Pflanzen aus einer Kreuzung mit einem frischen Stamm verglichen mit der von untereinander gekreuzten Pflanzen des nämlichen Stammes und mit der von selbstbefruchteten Pflanzen, sämtlich von der entsprechenden Generation.

(Fruchtbarkeit nach der Anzahl oder dem Gewichte von Samenkörnern beurteilt, welche eine gleiche Anzahl von Pflanzen producierte).

	Bei Kreuzung mit einem frischen Stamm	Bei Kreuzung unter Pflanzen des nämlichen Stammes	Bei Selbstbefruchtung
Mimulus luteus (8. und 9. Generation)	100	4	3
Eschscholtzia californica (2. Generation)	100	45	40
Dianthus caryophyllus (3. und 4. Generation)	100	45	33
Petunia violacea (5. Generation).	100	54	46

Tabelle F. Relative Fruchtbarkeit der Blüten an den ursprünglichen, zu Darwin's Experimenten benutzten Stammpflanzen, wenn sie mit Pollen von einer verschiedenen Pflanze und mit ihrem eigenen Pollen befruchtet wurden.

(Fruchtbarkeit nach der mittleren Zahl von Samenkörnern auf die Kapsel beurteilt).

	Verhältnis der Fruchtbarkeit bei Kreuzung und Selbstbefruchtung
Ipomoea purpurea (ungefähr)	100 : 100
Mimulus luteus (dem Gewicht nach)	100 : 79
Linaria vulgaris	100 : 14
Vandellia nummularifolia	100 : 67 (?)
Gesneria pendulina (dem Gewicht nach) . .	100 : 100
Salvia coccinea (ungefähr)	100 : 100
Brassica oleracea	100 : 25
Eschscholtzia californica, Englischer Stamm. (dem Gewichte nach)	100 : 71
Eschscholtzia californica, Brasilianischer St. (dem Gewichte nach)	100 : 15
Delphinium consolida	100 : 59
Viscaria oculata	100 : 38
Dianthus caryophyllus	100 : 92
Tropaeolum minus	100 : 92
Tropaeolum tricolor	100 : 115
Limnanthes Douglasii (ungefähr)	100 : 100
Sarothamnus scoparius	100 : 41
Ononis minutissima	100 : 65
Cuphea purpurea	100 : 113
Passiflora gracilis	100 : 85
Specularia speculum	100 : 72
Lobelia fulgens (ungefähr)	100 : 100
Nemophila insignis (dem Gewicht nach) . .	100 : 69
Borrago officinalis	100 : 60
Nolana prostrata	100 : 100
Petunia violacea (dem Gewicht nach) . . .	100 : 67
Nicotiana tabacum (dem Gewicht nach) . .	100 : 150
Cyclamen persicum	100 : 38
Anagallis collina	100 : 96
Canna Warscewiczi (an 3 Generationen zus.) .	100 : 85

Tabelle G. Relative Fruchtbarkeit von Blüten an gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen der ersten oder einer späteren Generation, wenn die ersteren wiederum mit Pollen von einer verschiedenen Pflanze und die letzteren wiederum mit ihrem eigenen Pollen befruchtet werden.

(Fruchtbarkeit wie bei Tabelle F beurteilt.)

Mimulus luteus (5. Generation; Samen dem Gewicht nach)	100 : 65
Mimulus luteus (4. Generation; Samen dem Gewicht nach)	100 : 40
Viola tricolor (1. Generation)	100 : 69
Dianthus caryophyllus (1. Generation)	100 : 65
Dianthus caryophyllus (3. Generation)	100 : 97
Dianthus caryophyllus (3. Generation mit einem frischen Stamm gekreuzt)	100 : 127
Lathyrus odoratus (1. Generation)	100 : 65
Lobelia ramosa (1. Generation; Samen dem Gewicht nach)	100 : 60
Petunia violacea (1. Generation; Samen dem Gewicht nach)	100 : 68
Petunia violacea (4. Generation; Samen dem Gewicht nach)	100 : 72
Petunia violacea (4. Generation mit einem frischen Stamm gekreuzt; Samen dem Gewicht nach)	100 : 48
Nicotiana tabacum (1. Generation; Samen dem Gewicht nach)	100 : 97
Nicotiana tabacum (2. Generation; Samen ungefähr geschätzt)	100 : 110
Nicotiana tabacum (3. Generation; desgl.)	100 : 110
Anagallis collina (Kreuzung einer roten und blauen Varietät)	100 : 48
Canna Warscewiczi (3 Generationen zusammen).	100 : 85

Die oben mitgeteilten Zahlen stimmen meist in überraschender Weise überein und sind daher als durchaus zuverlässig zu betrachten; es gilt dies umsomehr, als auch die Ausnahmen nur eine Bestätigung des von Darwin aufgefundenen Gesetzes liefern. Im Allgemeinen zeigen die Versuche zunächst, dass die Nachkommen aus gekreuzten Blüten an Höhe, Gewicht, konstitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit denen aus selbstbefruchteten Blüten in verschiedenem Grade überlegen sind. Naturgemäfs kann diese

Wirkung jedoch nur bei Kreuzung mit einem frischen Stamm (s. Tabelle B) rein hervortreten, da andernfalls bei länger fortgesetzter Kreuzung unter den Descendenten desselben Stammes im Laufe der Generationen Inzucht eintritt, die unter Umständen schädlicher auf die Lebenskraft der Nachkommen wirkt als fortgesetzte Selbstbefruchtung bei einer ihrer inneren Organisation nach autogam eingerichteten Pflanze. Dass letzterer Fortpflanzungsmodus unter günstigen Bedingungen viele Generationen hindurch ohne Schaden fortgesetzt werden kann, wird u. a. durch die bereits über ein halbes Jahrhundert andauernde Erhaltung gewisser selbstfertiler Kulturvarietäten z. B. der gemeinen Erbse, der spanischen Wicke u. a. bewiesen (s. Darwin, Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefr. p. 421). Ähnliches trat in einzelnen Fällen auch bei den Versuchen Darwin's, z. B. sehr deutlich bei *Nicotiana*, hervor, deren selbstbefruchtete Blüten sowohl an den elterlichen Pflanzen als an den Nachkommen der 2. und 3. Generation mehr Samenkörner produzierten, als die gekreuzten Blüten (vergl. Tabelle F und G). Es erschien ferner bei *Mimulus luteus* in der 3. und 4. Generation (sowohl der gekreuzten als der selbstbefruchteten Pflanzen) eine Varietät mit grofsen, weifsen, karmoisinrot gefleckten Blüten, die bei Selbstbefruchtung ihren Charakter treu bewahrte und von der 4. Generation an Nachkommen hervorbrachte, die bedeutend höher und fruchtbarer waren als die geschwächten Produkte fortgesetzter Kreuzung unter Verwandten von gleichem Generationsrange. Dies Resultat ist um so bedeutungsvoller, als auch die von dieser Varietät gezogenen Sämlinge nach Kreuzung mit einem frischen Stamm sofort wieder den selbstbefruchteten Pflanzen in Wuchshöhe und Fruchtbarkeit sich überlegen zeigten. Ein abweichender Fall kam bei *Ipomoea* vor, von der in der 6. selbstbefruchteten Generation eine einzelne Pflanze — der „Heros" — auftrat, die ihr gekreuztes Gegenstück an Höhe übertraf und die eigentümliche Färbung ihrer Blüten, ihren Wuchs und einen hohen Grad von Selbstfertilität auf ihre Nachkommen bis zur 3. Generation vererbte. Die aus letzterer durch Kreuzung mit einem frischen Stamm erhaltenen Sämlinge waren infolge zufälliger, äufserer Umstände so ungesund, dass sie sich nicht mit den selbstbefruchteten Pflanzen vergleichen liefsen; es schien aber nicht so, als ob sie durch diese Kreuzung irgend einen Vorteil erlangt hätten. Darwin resumiert seine Ansicht über diese Fälle mit den Worten (a. a. O.

p. 342): Es ist (hier) schwierig die Vermutung zu vermeiden, dass Selbstbefruchtung in einigen Fällen vorteilhaft ist, obschon, wenn dies wirklich der Fall ist, irgend ein derartiger Vorteil der Regel nach vollkommen bedeutungslos ist, verglichen mit dem, welcher einer Kreuzung mit einer verschiedenen Pflanze und besonders mit einer von einem verschiedenen Stamme folgt. Sollte diese Vermutung später bestätigt werden, so würde sie auf die Existenz von Pflanzen Licht werfen, welche kleine und nicht augenfällige Blüten*) tragen, die selten von Insekten besucht und daher selten untereinander gekreuzt werden."

Die Vorteile der Kreuzung dokumentieren sich indirekt in der auffallenden Schädigung, welche längere Zeit hindurch allogam befruchtete Pflanzen wie *Viola tricolor, Digitalis purpurea, Sarothamnus scoparius, Cyclamen persicum* u. a. durch einen einzigen Akt der Selbstbefruchtung erleiden; Kreuzung mit einem frischen Stamm stellt dann auch in diesem Fall die frühere Lebenskraft wieder her. Die konstitutionelle Überlegenheit der gekreuzten vor den selbstbefruchteten Pflanzen zeigt sich im Allgemeinen darin, dass erstere kaltem oder ungünstigem Wetter besser Widerstand leisten, auch häufig früher blühen, weniger leicht in den ersten Lebensstadien zu Grunde gehen u. desgl.; auch treten ausgesprochene Zwergpflanzen meist nur bei Selbstbestäubung auf. Die Wirkung einer Kreuzung zwischen Blüten ein- und desselben Stockes ist von der einer Selbstbefruchtung im strengen Sinne nach Darwin's Beobachtungen nicht wesentlich verschieden (s. Tabelle C); Blüten von Exemplaren, die auf vegetativem Wege von derselben Mutterpflanze abgezweigt werden, verhalten sich bei Kreuzungen wie Blüten des nämlichen Stockes. Kreuzung zwischen nahen Verwandten beeinflusst die Nachkommen fast ausnahmslos nicht so wohlthätig als eine solche zwischen

*) Darwin hat über derartige Pflanzen keine besondere Untersuchung angestellt; dies geschah später durch Versuche von Anna Bateson (The Effects of Cross-fertilisation on Inconspicuous Flowers. Ann. of Bot. I. 1888) an *Senecio vulgaris, Capsella bursa pastoris* und *Stellaria media,* bei denen in der That die Vorteile der Kreuzbefruchtung in geringerem Grade hervortraten als bei Pflanzen mit grofsen, auffallenden und honigreichen Blumen. F. Rosen (Systematische und biologische Beobachtungen über Erophila verna, Bot. Zeit. 1889 p. 565 ff.) fand die kurzfrüchtigen Formen von *Erophila* bei ausbleibendem Insektenbesuch in hohem Grade selbstfertil. Dasselbe gilt auch für eine ganze Reihe anderer kleinwüchsiger und kleinblütiger Pflanzen der europäischen Flora.

nichtverwandten Pflanzen derselben Spezies. Die Anzahl von Samen, die von gekreuzten und selbstbefruchteten Blüten hervorgebracht werden, steht ferner in keiner konstanten Beziehung zu dem relativen Wachstumsvermögen der aus solchen Samenkörnern gezogenen Pflanzen; so produzierten z. B. die gekreuzten und selbstbefruchteten Blüten von *Ipomoea, Salvia, Gesneria* u. a. an den elterlichen Pflanzen eine nahezu gleiche Anzahl von Samenkörnern, und doch übertrafen die aus den gekreuzten Samenkörnern gezogenen Exemplare die aus selbstbefruchteten beträchtlich an Höhe. Ein sehr starker Unterschied in der eingeborenen Fruchtbarkeit (s. Tabelle E) zeigte sich ferner zwischen den Sämlingen von Pflanzen, die selbstbefruchtet oder für mehrere Generationen untereinander gekreuzt und dann mit einem frischen Stamm gekreuzt wurden, im Vergleich mit Descendenten des alten Stammes, die für dieselbe Zahl von Generationen entweder untereinander gekreuzt oder selbstbefruchtet wurden; in diesem Falle wurden zur Prüfung der eingeborenen Fruchtbarkeit die drei Sätze von Pflanzen den Besuchen der Insekten frei ausgesetzt, und ihre Blüten wurden ohne Zweifel von ihnen in Kreuzung befruchtet. Bei der grofsen Bedeutung gerade dieser Versuchsreihe ist es zu bedauern, dass Darwin nur die oben (s. Tabelle E) aufgeführten Pflanzen nach dieser Methode untersucht hat.

Die Vorteile einer Befruchtung durch Kreuzung hängen nach Darwin davon ab, dass die gekreuzten Individuen während vorausgehender Generationen ungleichen Bedingungen ausgesetzt waren oder spontan variiert haben; in beiden Fällen müssen ihre sexuellen Elemente in einem gewissen Grade differenziert worden sein; ebenso ist ein der Selbstbefruchtung entspringender Schaden nur das Resultat einer mangelhaften Ausbildung der Sexualelemente. Wurden beispielsweise Pflanzen von *Ipomoea* und *Mimulus*, die durch sieben vorausgehende Generationen selbstbefruchtet und die ganze Zeit unter denselben Bedingungen gehalten worden waren, unter einander gekreuzt, so zogen die Nachkommen nicht im mindesten aus dieser Kreuzung einen Vorteil. Das Gegenstück dazu lieferte der folgende Versuch mit *Mimulus:* es wurden Pflanzen, die durch acht vorausgehende Generationen selbstbefruchtet waren, mit Pflanzen gekreuzt, welche die gleiche Zahl von Generationen unter einander gekreuzt worden waren, wobei sämtliche Pflanzen möglichst gleichen Bedingungen ausgesetzt waren; Sämlinge aus dieser Kreuzung wurden in Konkurrenz mit anderen von derselben

selbstbefruchteten Mutterpflanze nach einer Kreuzung mit einem frischen Stamm erhaltenen Pflanzen gezogen, und die letzteren Sämlinge verhielten sich zu den ersteren an Höhe wie 100:52 und an Fruchtbarkeit wie 100:4. Werden zwei ausgesprochen verschiedene Pflanzen derselben Spezies gekreuzt, so weichen ihre Nachkommen in den folgenden Generationen bedeutend in ihren äufseren Merkmalen und wahrscheinlich auch in der Konstruktion ihrer Sexualelemente ab; die fortgesetzte Kreuzung unter sehr gleichartigen Bedingungen strebt aber dahin, eine derartige Verschiedenheit zu verwischen, wie sich aus dem ungleichen Vorteil ergiebt, den eine Kreuzung derartiger Pflanzen untereinander dem bedeutend gröfseren aus einer Kreuzung mit einem frischen Stamm gegenüber hat. Andrerseits kann durch Selbstbefruchtung jede flüchtige Variation einer Blüte fixiert werden, sobald man nur die Sämlinge mehrere Generationen hindurch unter den nämlichen Bedingungen aufzieht und jede Kreuzung mit einem Individuum der gleichen Varietät sorgfältig verhütet. In dieser Verschmelzung und Umbildung der Charaktere durch Kreuzung einerseits, sowie ihrer Fixierung und Vererblichung durch Selbstbefruchtung andrerseits besteht nicht nur das Prinzip der praktischen Pflanzenzüchtung, sondern auch das von Darwin zuerst mit voller Klarheit erkannte Wesen jener beiden Hauptformen sexueller Fortpflanzung bei den Blütenpflanzen. Mit diesem Satze glauben wir den Kernpunkt der Darwin'schen Ansicht über Kreuzung und Selbstbefruchtung berührt und im Geiste des vorsichtig die Thatsachen abwägenden Meisters zusammengefasst zu haben.

Zu näherer Charakteristik seines Werkes ist noch folgendes beizufügen. In den ersten sechs Kapiteln werden die Resultate für die einzelnen Versuchspflanzen mit grofser Ausführlichkeit mitgeteilt und erörtert. Drei folgende Abschnitte fassen dann die Ergebnisse zusammen, die sich hinsichtlich der Wuchshöhe und des Gewichts (Kap. 7), der konstitutionellen Kraft (Kap. 8) und der Samenproduktion (Kap. 9) für die gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen aufstellen lassen; in letzterem Kapitel werden auch die selbststerilen und selbstfertilen Pflanzen ausführlich behandelt. Ein weiterer Abschnitt über „die Mittel der Befruchtung“ (Kap. 10) bringt zunächst eine Liste von Pflanzen, die bei Insektenabschluss vollkommen steril oder nur in

schwächerem Grade selbstfertil sind, nämlich: *Passiflora alata, racemosa, coerulea, edulis, laurifolia* und *P. quadrangularis* (in einzelnen Individuen), *Viola canina, V. tricolor, Reseda odorata* (in einzelnen Individuen), *R. lutea* (desgl.), *Abutilon Darwinii* (in Brasilien), *Nymphaea* (einige Arten), *Euryale amazonica* (nach Smith, entgegengesetzt der Angabe von Caspary), *Delphinium Consolida, Eschscholtzia californica* (brasilianische Pflanze), *Papaver vagum, P. alpinum* (nach Hoffmann), *Corydalis cava, C. solida, C. lutea* (oft auch selbstfertil), *Hypecoum grandiflorum* (nach Hildebrand), *Kalmia latifolia* (nach Beal), *Pelargonium zonale, Dianthus caryophyllus, Phaseolus multiflorus, Vicia Faba, Erythrina sp.* (nach Mac Arthur), *Lathyrus grandiflorus* (in England), *Sarothamnus scoparius, Melilotus officinalis, Lotus corniculatus, Trifolium repens, T. pratense, T. incarnatum, Cytisus Laburnum, Cuphea purpurea, Vinca major, V. rosea, Tabernaemontana echinata, Petunia violacea, Solanum tuberosum* (einige Varietäten nach Tinzmann), *Primula scotica* (nach Scott), *Cortusa Matthioli* (desgl.), *Cyclamen persicum, Borrago officinalis, Salvia Tenori, S. coccinea, Bignonia* sp. (nach Fr. Müller), *Digitalis purpurea, Linaria vulgaris, Antirrhinum majus* (rote Varietät, bei Insektenbesuch doppelt so fruchtbar als unter einem Netz), *A. majus* (weifse Varietät, mehr selbstfruchtbar als vorige), *A. majus* (pelorische Varietät, bei künstlicher Selbstbefruchtung vollkommen fertil), *Verbascum phoeniceum, V. nigrum, Campanula carpathica, Lobelia ramosa, L. fulgens* (an einigen Individuen), *Isotoma, Leschenaultia formosa, Senecio cruentus, Heterocentron mexicanum, Rhexia glandulosa, Centradenia floribunda, Pleroma, Monochaetum ensiferum, Hedychium, Orchideen* (zahlreiche Arten).

Eine zweite Liste zählt diejenigen Pflanzen auf, die nach Darwin's Beobachtungen bei Insektenabschluss vollkommen fertil sind oder wenigstens keine stark geschwächte Fruchtbarkeit erkennen lassen; diese sind: *Passiflora gracilis, Brassica oleracea, Raphanus sativus, Iberis umbellata, I. amara, Reseda odorata* und *lutea* (gewisse Individuen), *Euryale ferox* (nach Caspary), *Nymphaea* (einige Arten nach demselben Autor), *Adonis aestivalis* (nach Hoffmann), *Ranunculus acris, Papaver somniferum, P. vagum* (spät im Sommer), *P. argemonoides* (nach Hildebrand), *Glaucium luteum* (desgl.), *Argemone ochroleuca* (desgl.), *Adlumia cirrhosa, Hypecoum procumbens* (nach Hildebrand), *Fumaria officinalis, F. capreolota, Linum usitatissimum, Impatiens barbigera,*

I. noli tangere, Limnanthes Douglasii, Viscaria oculata, Stellaria media, Beta vulgaris, Vicia sativa, V. hirsuta, Pisum sativum, Lathyrus odoratus, L. nissolia, Lupinus luteus, L. pilosus, Ononis minutissima, Phaseolus vulgaris, Trifolium arvense, T. procumbens, Medicago lupulina, Nicotiana tabacum, Ipomoea purpurea, Leptosiphon androsaceus, Primula mollis, Nolana prostrata, Ajuga reptans, Euphrasia officinalis, Veronica agrestis, Mimulus luteus, Calceolaria, Verbascum thapsus, V. lychnitis, Vandellia nummularifolia, Bartsia odontites, Specularia speculum, Lactuca sativa, Galium aparine, Apium petroselinum, Zea Mays, Canna Warscewiczi, Ophrys apifera und einige andere Orchideen, *Allium cepa.*

Als Mittel der Kreuzbefruchtung betrachtet Darwin im Anschluss an Sprengel aufser Blüteneinrichtungen wie Farbe, Geruch, Nektarausscheidung und plastischen Eigentümlichkeiten besonders die Trennung der Geschlechter, die ungleichzeitige Reife der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane (Dichogamie), die Ungleichgriffligkeit der Blüten verschiedener Exemplare (Heterostylie), die mehr oder weniger vollständige Unwirksamkeit des Pollens auf dem Stigma derselben Blüte oder des nämlichen Stockes, und endlich die Präpotenz des Pollens von irgend einem anderen Individuum über den von derselben Pflanze. Zumal die letzteren beiden Momente hat Darwin zum erstenmal im Zusammenhange mit dem blütenbiologischen Gesamtverhalten der Pflanze beleuchtet und experimentell näher untersucht. Zunächst steht die Thatsache fest, dass der Grad der Selbststerilität bei den verschiedenen Pflanzen sehr bedeutend variiert; so lassen sich mancherlei Übergangsstufen von absolut selbststerilen Pflanzen zu solchen finden, die mit ihrem eigenen Pollen vollkommen fruchtbar sind. Die Ursache, welche gewisse Pflanzen bei Selbstbefruchtung mehr oder weniger unfruchtbar mit ihrem eigenen Pollen macht, muss nach Darwin mindestens in einigem Umfange von der verschieden sein, welche die Ungleichheit an Höhe, Lebenskraft und Fruchtbarkeit der aus selbstbefruchteten und gekreuzten Blüten hervorgehenden Sämlinge bestimmt, da beide Reihen von Erscheinungen einander nicht parallel sind. Die verminderte Fruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen steht ferner in offenbarer Analogie zu den illegitimen Verbindungen heterostyler Pflanzen (s. p. 110), desgleichen die Kreuzbefruchtung mit der legitimen Verbindung. Für beide Fälle vermutet Darwin, dass die Minderung sowohl der angeborenen Fruchtbarkeit als des

vegetativen Wachstums „von irgend einer Unverträglichkeit zwischen den Sexualelementen innerhalb des Pollens und der Samenknospe“ abhängen müsse. In diesem Sexualunterschiede liegt also nach Darwin die primäre, aber versteckte Ursache der Erscheinung. Andererseits wird erfahrungsgemäfs die Fruchtbarkeit oder Unfruchtbarkeit durch die äufseren Bedingungen bestimmt, denen die Pflanzen vor der Befruchtung ausgesetzt worden sind. Hierin würde also ein sekundärer, aber unmittelbar der Beobachtung zugänglicher Faktor zu suchen sein. So zeigte sich u. a. *Eschscholtzia* in dem warmen Klima Brasiliens vollkommen unfruchtbar mit sich selbst, wurde aber in England teilweise selbstfertil und zwar in der folgenden Generation mit zunehmendem Grade. Ähnlich verhielt sich *Abutilon Darwinii* (nach Fritz Müller und Darwin). Bei *Reseda lutea*, bei der einige Individuen derselben Abstammung mit sich selbst unfruchtbar und andere vollkommen selbstfertil sind, sucht Darwin eine Erklärung in der Annahme von spontaner Variation der Pflanze. Das Fortpflanzungssystem der Pflanzen scheint in ähnlicher Weise wie das der höheren Tiere (Elefant u. a.) leicht durch die Umgebung afficiert zu werden. Die Annahme, dass die Unfruchtbarkeit mit sich selbst eine allmählich zur Verhütung von Selbstbefruchtung erworbene Eigenschaft sei, weist Darwin entschieden zurück; es spricht nicht nur die mangelnde Übereinstimmung zwischen dem Grade der Unfruchtbarkeit bei selbstbefruchteten Stammpflanzen und der vegetativen sowie reproduktiven Schädigung ihrer Nachkommen infolge von Selbstbefruchtung dagegen, sondern als bedeutsamstes Argument die Thatsache, dass veränderte Lebensumstände unmittelbar entweder Unfruchtbarkeit hervorrufen oder beseitigen. „Wir sind daher nicht berechtigt anzunehmen, dass dieser eigentümliche Zustand des Fortpflanzungssystems allmählich durch Zuchtwahl erlangt worden ist, wir müssen dasselbe vielmehr als ein beiläufiges, von den Bedingungen, denen die Pflanze ausgesetzt gewesen ist, abhängiges Resultat betrachten.“ (a. a. O., p. 337). Endlich bieten auch die selbststerilen Pflanzen einen Beweis dafür, dass in den sexuellen Elementen, die sich zu einem neuen Wesen verbinden, irgend welche Verschiedenheiten vorhanden sein müssen. So konnten z. B. von fünf nach Zufall ausgewählten Exemplaren von *Reseda odorata* jedes vollkommen mit Pollen befruchtet werden, der von irgend einem der vier andern Individuen entnommen war. Es ist nun offenbar ungereimt, anzunehmen, dass

die sexuellen Elemente jedes einzelnen Individuums in Bezug auf jedes andere Individuum speziell entwickelt seien. Dagegen besteht keine Schwierigkeit in der Annahme, dass die sexuellen Elemente sämtlicher Individuen einer Spezies in unbedeutendem Grade von einander abweichen, so dass Verschiedenheiten unbestimmter Natur hinreichend sind, die wechselseitige Wirkung der sexuellen Elemente zu erregen, und dass in den Fällen, wo eine derartige Verschiedenheit fehlt, die sexuelle Verbindung fehlschlägt.

Eine analoge Erscheinung tritt in der überwiegenden Wirkung des fremden Pollens über den eigenen auf. Darwin führt dazu als erstes Beispiel die schon erwähnte weifsblühende und selbstfertile Varietät von *Mimulus luteus* an, die ohne Kastration bei Befruchtung mit dem Pollen einer gelben Varietät ausschliefslich Sämlinge mit gelblichen Blüten hervorbrachte, so dass also der fremde Pollen durchweg den der Mutterpflanze verdrängt haben muss. In ähnlicher Weise lieferte eine karmoisinrote, selbstfertile Varietät von *Iberis umbellata,* die mit Pollen einer rosablühenden Varietät gekreuzt wurde, Sämlinge mit vorwiegend rosagefärbten Blüten. Noch überraschendere Resultate, die den überwiegenden Einfluss des fremden Pollens schlagend illustrieren, ergaben sich, wenn mehrere an sich selbstfertile Varietäten z. B. von verschiedenen Kohlsorten (Kohlrabi, Blumenkohl u. a.) dicht nebeneinander aufgezogen und dann dem Insektenbesuch ausgesetzt wurden Darwin erhielt auf diese Weise 233 Sämlinge, von denen 155 in der deutlichsten Weise verbastardiert waren; auch von den übrigen 78 war nur die Hälfte absolut rein. Ebenso ergaben zwei Kohlvarietäten mit purpurgrünen und und weifsgrünen, geschlitzten Blättern unter 325 Descendenten aus der erstgenannten Varietät 165 mit weifsgrünen und 160 mit purpurgrünen Blättern, sowie unter 466 Nachkommen der weifsgrünen Sorte 220 mit purpurgrünen und 246 mit weifsgrünen Blättern. In dieser grofsartigen Weise wird also durch den Pollen einer benachbarten Varietät die Wirkung des eigenen Pollens verwischt. Wegen dieses Umstandes sind auch in der gärtnerischen Praxis Schutzmittel gegen das Untereinanderkreuzen notwendig, die vorzugsweise darin bestehen, eine sehr grofse Anzahl zu derselben Varietät gehöriger Individuen dicht beieinander zu ziehen. Darwin stellte weitere Versuche mit einer Kohlvarietät an, deren Narben er zunächst mit eigenem Pollen und dann 23 Stunden später mit dem einer verschiedenen Varietät

bestäubte, und obgleich die Blüten unbehindert den Besuchen von Bienen ausgesetzt waren, die den aufgetragenen Pollen wieder entfernen konnten, zeigten sich unter den erhaltenen 15 Sämlingen doch noch 3 deutlich verbastardiert. Noch merkwürdiger erscheint es, dass auch der Pollen von einem andern Individuum der nämlichen Varietät die Wirkung des eigenen Pollens aufhebt. In Darwin's Versuchen erzeugten etwa 15 bei Insektenabschluss selbstfertile Species, die also ihren eigenen Pollen stets auf die zugehörige Narbe absetzen müssen, trotzdem bei Kreuzung ihrer nicht kastrierten Blüten Sämlinge, die an Höhe, Gewicht und Fruchtbarkeit den selbstbefruchteten Nachkommen weit überlegen waren. Beispielsweise übertraf bei *Ipomoea purpurea* jede einzelne aus Kreuzung entstandene Pflanze an Höhe ihr selbstbefruchtetes Gegenstück bis zur sechsten Generation*), desgl. bei *Mimulus luteus* bis zur 4. Generation; ähnliches ergab sich auch für *Papaver vagum*, *Lupinus luteus*, *Beta vulgaris*, *Zea Mays*, *Limnanthemum Douglasii* und *Lactuca sativa*.

Weiter erörtert Darwin in dem Kapitel über Befruchtung die Entwickelung entomophiler Pflanzen aus anemophilen, sowie die in einigen Fällen eingetretene Verwandlung in umgekehrter Richtung, ferner das auffallend häufige Auftreten dikliner Blüten bei Windblütlern, und die mutmafsliche Entstehung des Hermaphrodi-

*) Auf das Entschiedenste muss die Auffassung einiger Naturforscher wie z. B. Henslow's (The Origin of Floral Structures. London 1888, p. 322) zurückgewiesen werden, die in den oben erwähnten Versuchen Darwin's nicht einen Beweis für die Präpotenz des fremden Pollens, sondern vielmehr einen solchen für die vorteilhafteren Wirkungen der Selbstbefruchtung sehen wollen, indem sie darauf hinweisen, dass in den späteren Generationen die vorteilhafteren Wirkungen der Kreuzung ja auch bei Darwin's Versuchen nicht mehr hervortraten. Sie übersehen dabei, dass dies infolge der eingetretenen Inzucht gar nicht anders zu erwarten ist, und dass darin kein Gegenbeweis, sondern eine Bestätigung der Darwinschen Ansicht liegt. Wollte man umgekehrt annehmen, dass Selbstbefruchtung einen Vorzug vor Kreuzung habe, und der eigene Pollen also dem fremden überlegen sei, so hätten doch bei den Versuchen Darwin's in den beiden Reihen der gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen in jeder Generation durchweg die Exemplare an Höhe und Fruchtbarkeit einander gleich sein müssen, da auch im Falle einer Bestäubung mit fremdem Pollen der eigene aufserdem spontan zur Wirkung kommen musste. Die Versuche Darwin's zeigen aber mit zwingender Notwendigkeit, dass diese Annahme unzulässig ist, und dass die geminderte Wirkung des fremden Pollens in späteren Generationen ausschliefslich auf Rechnung der Inzucht zu setzen ist.

tismus aus Diöcie, als deren Vorstufe er die Monöcie betrachtet (a. a. O. p. 345). Die umgekehrte Verwandlung von ursprünglich hermaphroditen Pflanzen in dikline nimmt Darwin nur in einer Minderzahl von Fällen an. Über die Geschlechterverteilung der Pflanzen im Allgemeinen äufsert er sich dahin, dass eine Pflanze bei Geschlechtertrennung besser dazu angepasst sei sich als Baum zu entwickeln als bei hermaphroditer Blütenanlage; auch könne durch das lange Leben eines Baumes das Ausbleiben von Befruchtung eher ausgeglichen werden als bei kurzlebigen Pflanzen, die deshalb nur selten diöcisch seien.

Das vorletzte Kapitel des Darwin'schen Werkes handelt in Kürze von den Gewohnheiten der blumenbesuchenden Insekten und erwähnt die Blumenstetigkeit gewisser Bienenarten, ihre Unterscheidungsfähigkeit für bestimmte Blumeneigentümlichkeiten, ihre Anlockung durch Farbe, Geruch und Nektar der Blüten und die Häufigkeit ihrer Besuche; etwas ausführlicher werden die Blumeneinbrüche besprochen, durch die nach Darwin das honigraubende Insekt im Vergleich zu der normalen Blumenausbeutung den Vorteil gröfserer Zeitersparnis gewinnt. Das Schlusskapitel fasst die allgemeinen Resultate der ganzen Untersuchung nach den schon erwähnten Gesichtspunkten kurz zusammen und berührt schliefslich eine Reihe vorwiegend spekulativer Fragen über Befruchtung; der wesentliche Inhalt des Gedankenganges liegt in folgenden Sätzen (a. a. O. p. 436): „Es ist eine aufserordentliche Thatsache, dass bei vielen Species die mit ihrem eigenen Pollen befruchteten Blüten entweder absolut oder in einem gewissen Grade unfruchtbar sind; dass sie, wenn sie mit Pollen von einer anderen Blüte an derselben Pflanze befruchtet werden, zuweilen, wenn schon selten, ein wenig fruchtbarer, wenn sie ferner mit Pollen von einem andern Individuum oder einer anderen Varietät der nämlichen Species befruchtet werden, vollkommen fruchtbar, wenn sie aber mit Pollen von einer verschiedenen Species befruchtet werden, in allen möglichen Abstufungen unfruchtbar sind, bis äufserste Sterilität erreicht ist. Wir haben in dieser Weise eine lange Reihenfolge, an deren beiden Enden absolute Sterilität steht; — an dem einen Ende ist sie eine Folge davon, dass die Sexualelemente nicht hinreichend verschiedenartig geworden sind, an dem anderen Ende davon, dass dieselben in einem zu bedeutenden Grade oder in irgend einer eigentümlichen Art und Weise verschiedenartig

geworden sind." Der über dieser Verschiedenartigkeit der Sexualelemente ausgebreitete Schleier des Geheimnisses erscheint auch in den Augen Darwin's als noch nicht gelüftet: „Er wird es auch nicht eher, bis wir sagen können, warum es wohlthätig ist, dass die Sexualelemente in einer gewissen Ausdehnung verschiedenartig werden müssen, und warum, wenn diese Verschiedenartigkeit noch weiter geführt wird, Nachteil entsteht" (a. a. O. p. 436).

Darwin's Buch über Kreuzung und Selbstbefruchtung steht in engem Zusammenhange mit dem letzten blütenbiologischen Werke: The Different Forms of Flowers on Plants of the same Species (London 1877), mit welchem der unermüdliche Forscher die Wissenschaft beschenkte. In demselben vereinigte er (Kap. 1—6) alle Beobachtungen, die seit dem Erscheinen seiner ersten Mitteilungen über heterostyle Pflanzen (1862) von ihm und anderen Biologen angestellt worden waren, und behandelte aufserdem von einem einheitlichen Standpunkt aus die verschiedenen Formen der Geschlechterverteilung (in Kap. 7) und die Kleistogamie (Kap. 8). Die biologische Haupteigentümlichkeit der heterostylen Pflanzenarten besteht nach Darwin darin, dass ihre Individuen in 2 oder 3 Gruppen mit morphologisch und sexuell verschiedenen Blüten zerfallen, deren geschlechtliche Verbindungen in sehr verschiedenem Grade fruchtbar sind. Die Unterschiede zwischen der Fruchtbarkeit der legitimen und illegitimen Verbindungen (vgl. Kap. III, p. 109—110) erhellen aus folgender Tabelle.

Tabelle H. Fruchtbarkeit der legitimen Verbindungen, zusammengenommen (= 100), mit der der illegitimen Verbindungen zusammen verglichen.*)

	Aus illegitimen Verbindungen wurden erhalten: a. Kapseln.	b. Zahl von Samenkörnern.
Primula veris	69	65
P. elatior	27	75
P. vulgaris	60	54

*) Die Fruchtbarkeit wurde entweder nach der Verhältniszahl von kapselerzeugenden Blüten (Kolumne a) oder nach der mittleren Zahl der producierten Samenkörner (Kolumne b) beurteilt. Die Fruchtbarkeit der legitimen Verbindungen wurde jedesmal zu 100 angenommen.

	Aus illegitimen Verbindungen wurden erhalten: a. Kapseln.	b. Zahl von Samenkörnern.
P. sinensis	84	63
„ „ (2. Versuch) . . .	0	53
„ „ (nach Hildebrand) .	100	42
P. auricula (nach Scott) . .	80	15
P. sikkimensis	95	31
P. cortusoides	74	66
P. involucrata	72	48
*P. farinosa**)	71	44
Hottonia palustris (nach Müller)	—	61
Linum grandiflorum (ungefähr)	—	69
L. perenne	—	20
„ „ (nach Hildebrand) .	0	0
Pulmonaria officinalis (nach Hildebrand)	0	0
P. angustifolia	35	32
Mitchella repens	20	47
Borreria (brasilianische Species)	—	0
Polygonum fagopyrum . . .	—	46
Lythrum Salicaria	33	46
Oxalis Valdiviana (nach Hildebrand)	2	34
O. Regnelli	0	0
O. speciosa	15	49

In vielen Fällen sind die Pollenkörner der kurzgriffligen Pflanzen gröſser als die der langgriffligen. Hierüber teilt Darwin folgende Tabelle mit:

Tabelle I. Relativer Durchmesser der Pollenkörner von den Formen einer und derselben heterostylen Species; der Durchmesser der Körner von der kurzgriffligen Form ist zu 100 angenommen.

*) Das Mittel aus den 9 Arten von *Primula* beträgt 88,4 für die Kapseln und 69 für die mittlere Zahl der Samenkörner.

Dimorphe Arten.

	Von der langgriffligen Form
Primula veris	67
„ *vulgaris*	71
„ *sinensis* (nach Hildebrand) . . .	57
„ *auricula*	71
Hottonia palustris (nach Müller)	61
„ „ (nach Darwin)	64
Linum grandiflorum	100
„ *perenne* (Durchmesser variabel) . . .	100 (?)
„ *flavum*	100
Pulmonaria officinalis	78
„ *angustifolia*	91
Polygonum fagopyrum	82
Leucosmia Burnettiana	99
Aegiphila elata	62
Menyanthes trifoliata	84
Limnanthemum indicum	100
Villarsia (sp.?)	75
Forsythia suspensa	94
Cordia (sp.?)	100
Gilia pulchella	100
„ *micrantha*	81
Sethia acuminata	83
Erythroxylum (sp.?)	93
Cratoxylum formosum	86
Mitchella repens (Pollenkörner der langgriffligen ein wenig kleiner)	
Borreria (sp.?)	92
Faramea (sp.?)	67
Suteria (sp.?) (nach Fr. Müller)	75
Houstonia coerulea	72
Oldenlandia (sp.?)	78
Hedyotis (sp.?)	88
Coccocypselum (sp.?) (nach Fr. Müller) . .	100
Lipostoma (sp.?)	80
Cinchona micrantha	91

Trimorphe Arten.

Verhältniszahl, den äufsersten Unterschied im Durchmesser der Pollenkörner aus den zwei Sätzen von Antheren in den drei Formen ausdrückend:

Lythrum Salicaria	60
Neesaea verticillata	65
Oxalis Valdiviana (nach Hildebrand) .	71
„ *Regnelli*	78
„ *speciosa*	69
„ *sensitiva*	84
Pontederia (sp.?)	55

Verhältnis zwischen den Durchmessern der Pollenkörner der zwei Sätze von Antheren in derselben Form:

Oxalis rosea, langgr. Form (nach Hildebrand)	83
„ *compressa*, kurzgriffige Form . . .	83
Pontederia, (sp.?) „ „ . . .	87
„ , andere Spec., mittelgr. Form .	86

Die Annahme Delpino's, dass der gröfsere Pollen in den kurzgriffligen Blüten mit der Entwickelung längerer Schläuche in Beziehung stände, die zur Befruchtung erforderlich seien, hält Darwin für sehr zweifelhaft, da Fälle (z. B. bei *Linum, Limnanthemum, Coccocypselum*) bekannt sind, in denen die Pollenkörner gleiche Gröfse und nur die Pistille ungleiche Länge besitzen; auch besteht keine Proportionalität zwischen dem Verhältnis der Pollengröfse und der Pistilllänge. Einen weiteren Unterschied zwischen den verschiedenen Formen der heterostylen Pflanzen bildet die ungleiche Ausbildung der Antheren, die bei kurzgriffligen Blüten in der Regel (ausgenommen z. B. *Linum flavum* und *Forsythia suspensa*) die längeren sind. Bisweilen weichen die verschieden langen Staubgefäfse derselben Form auch habituell von einander ab; so haben z. B. bei der kurz- und mittelgriffligen Form von *Lythrum Salicaria* die kürzeren Staubgefäfse ungefärbte Filamente und gelben Pollen, die längeren Staubgefäfse rosagefärbte Fäden und grünen Pollen, während bei der langgriffligen Form beide Arten von Staubgefäfsen gelben Pollen führen. Bezüglich der Pollenkorngröfse gilt bei den trimorphen Pflanzen im Allgemeinen die Regel, dass die kürzesten Staubgefäfse (der lang- und mittelgriffligen Form) die kleinsten Pollenzellen haben; eine mittlere Gröfsenstufe bilden die Körner der mittellangen Stamina (der

lang- und kurzgriffligen Form), und das Maximum erreichen die Pollenzellen der längsten Staubgefäfse (der mittel- und kurzgriffligen Form). Hiermit steht in Zusammenhang, dass die Narbenpapillen der langgriffligen Form stärker entwickelt sind, als die der beiden anderen Formen — eine Einrichtung, die nach Darwin mit dem Festhalten der gröfseren Pollenkörner aus der kurz- und mittelgriffligen Form in Zusammenhang steht. Endlich sind (z. B. bei *Lythrum Salicaria*) die Samen der langgriffligen Form am gröfsten und schwersten, dann folgen die der mittelgriffligen und zuletzt die der kurzgriffligen Form.

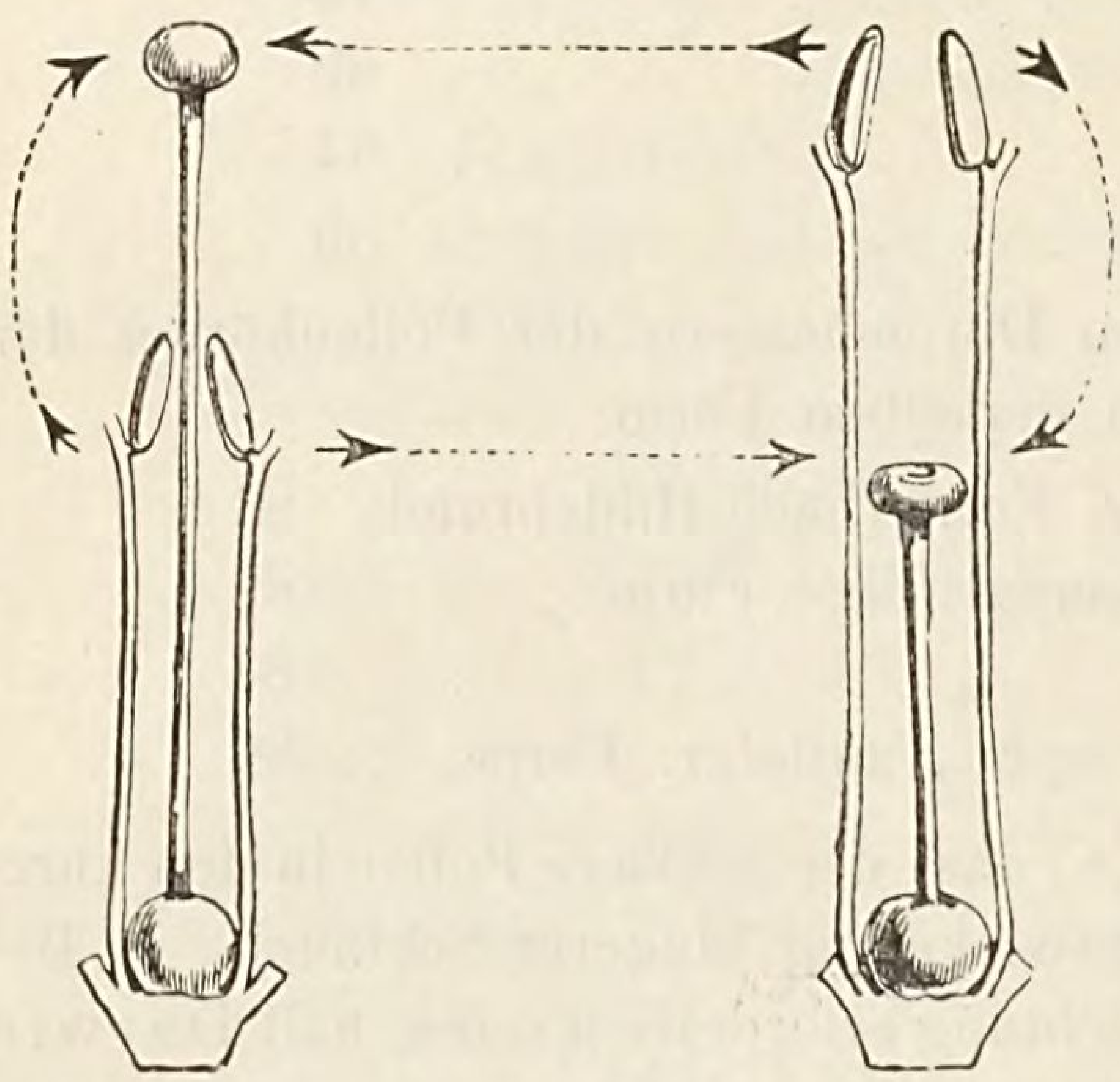


Fig. 27.
Schema der bei einer dimorphen Pflanze (*Primula*) möglichen, legitimen und illegitimen Verbindungen (nach Darwin).
Die Pfeillinien deuten an, aus welchen Antheren der Pollen auf die Narbe einer der beiden Formen gebracht werden muss, um eine legitime Verbindung (entsprechend den horizontalen Pfeillinien) oder eine illegitime (entsp. den gekrümmten Pfeilen rechts und links) zu ergeben.

Um die für die Fortentwickelung der Blütenbiologie höchst bedeutungsvollen Untersuchungsergebnisse Darwin's über die Fruchtbarkeit und die Nachkommenschaft der heterostylen Pflanzen eingehend würdigen zu können, mögen hier zunächst die von ihm über seine Bestäubungsversuche mitgeteilten Zahlenangaben in übersichtlicher Form zusammengestellt werden. Der Kürze wegen verwenden wir zur Bezeichnung der verschiedenen Sexualorgane und ihrer Verbindungen folgende leichtverständliche Symbole.

Bei den dimorphen Pflanzen (s. Fig. 27)

Langgrifflige Form:	Kurzgrifflige Form:
$\bar{g}_2$ = Langes Pistill	$\bar{a}_2$ = Längere Staubgefäfse
$\bar{a}_1$ = Kürzere Staubgefäfse	$\breve{g}_1$ = Kurzes Pistill

Desgleichen bei den trimorphen Arten (s. Fig. 28)

Langgrifflige Form:

$\bar{g}_3$ = Längstes Pistill	$\bar{a}_1$ = Kürzeste Staubgefäfse
$\bar{a}_2$ = Mittellange Staubgefäfse	

Mittelgrifflige Form:	Kurzgrifflige Form:
$\tilde{a}_3$ = Längste Staubgefäfse	$\breve{a}_3$ = Längste Staubgefäfse
$\tilde{g}_2$ = Mittellanges Pistill	$\breve{a}_2$ = Mittellange Staubgefäfse
$\tilde{a}_1$ = Kürzeste Staubgefäfse	$\breve{g}_1$ = Kürzestes Pistill.

Die sexuellen Verbindungen zwischen diesen neun verschiedenen Organen können dann ähnlich wie bei Bastarden durch Multiplikation der betreffenden Symbole — z. B. $\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$ (d. h. Pistill der langgriffligen Form befruchtet mit Pollen aus den längsten Staubgefäfsen der kurzgriffligen Form) — ausgedrückt werden. Die mögliche Zahl der Verbindungen beträgt bei den dimorphen Arten naturgemäfs 4, bei den trimorphen 18. Legitim sind die Verbindungen zwischen den Organen von gleicher Höhe (und also auch mit gleichem Index des Symbols, wie z. B. $\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$ und $\grave{g}_2 \times \bar{a}_2$ für die mittelgrifflige Form), illegitim diejenigen zwischen Organen ungleicher Höhe (s. Fig. 28). Letztere zerfallen in solche zwischen Organen auf ungleichen Formen (z. B. $\tilde{g}_2$ mit $\breve{a}_3$ und $\bar{a}_1$) und solche zwischen Organen derselben Form (z. B. $\tilde{g}_2$ mit $\tilde{a}_3$ und $\tilde{a}_1$); in der letzteren Gruppe lassen sich aufserdem die Verbindungen zwischen Organen desselben Individuums und zwischen verschiedenen Individuen (der gleichen Form) unterscheiden, was durch Einklammerung des Symbols angedeutet werden kann. Da jedoch Darwin in der Regel zur Herstellung illegitimer Verbindungen der gleichen Form den Pollen einem anderen Stocke entnahm, so findet dies Zeichen keine Verwendung. Zählt man die beiden genannten Gruppen besonders, so erhöht sich die Zahl der möglichen Sexualverbindungen bei den dimorphen Arten auf 6, bei den trimorphen auf 24.

Darwin wie auch Hildebrand haben ihre mühsamen Bestäubungsversuche mit aufserordentlicher Sorgfalt und Genauigkeit durchgeführt; ersterer hat z. B., um die Fruchtbarkeit der verschiedenen Verbindungen bei *Lythrum Salicaria* festzustellen, 223 verschiedene Befruchtungen ausgeführt, wobei jede einzelne Blüte kastriert und dann mit der betreffenden Pollenart bestäubt werden musste. Durch Fäden aus verschiedenfarbigen Stoffen wurde die Art der Sexualverbindung kenntlich gemacht und schliefslich mit der Lupe nach stattgefundener Bestäubung die Narben betreffs der Aufnahme von Pollen untersucht. Bis zum Verwelken der Blüten wurden die Pflanzen aller drei Formen unter Netzrahmen gehalten und dadurch vor dem störenden Besuch von Insekten (ausgenommen *Thrips* u. dgl.) geschützt; im

Herbst wurden die befruchteten Kapseln täglich besichtigt und nach ihrer Reife die Samen unter dem Mikroskop gezählt. Ein mögliches Versehen bei den Versuchen mit *Lythrum* nimmt Darwin

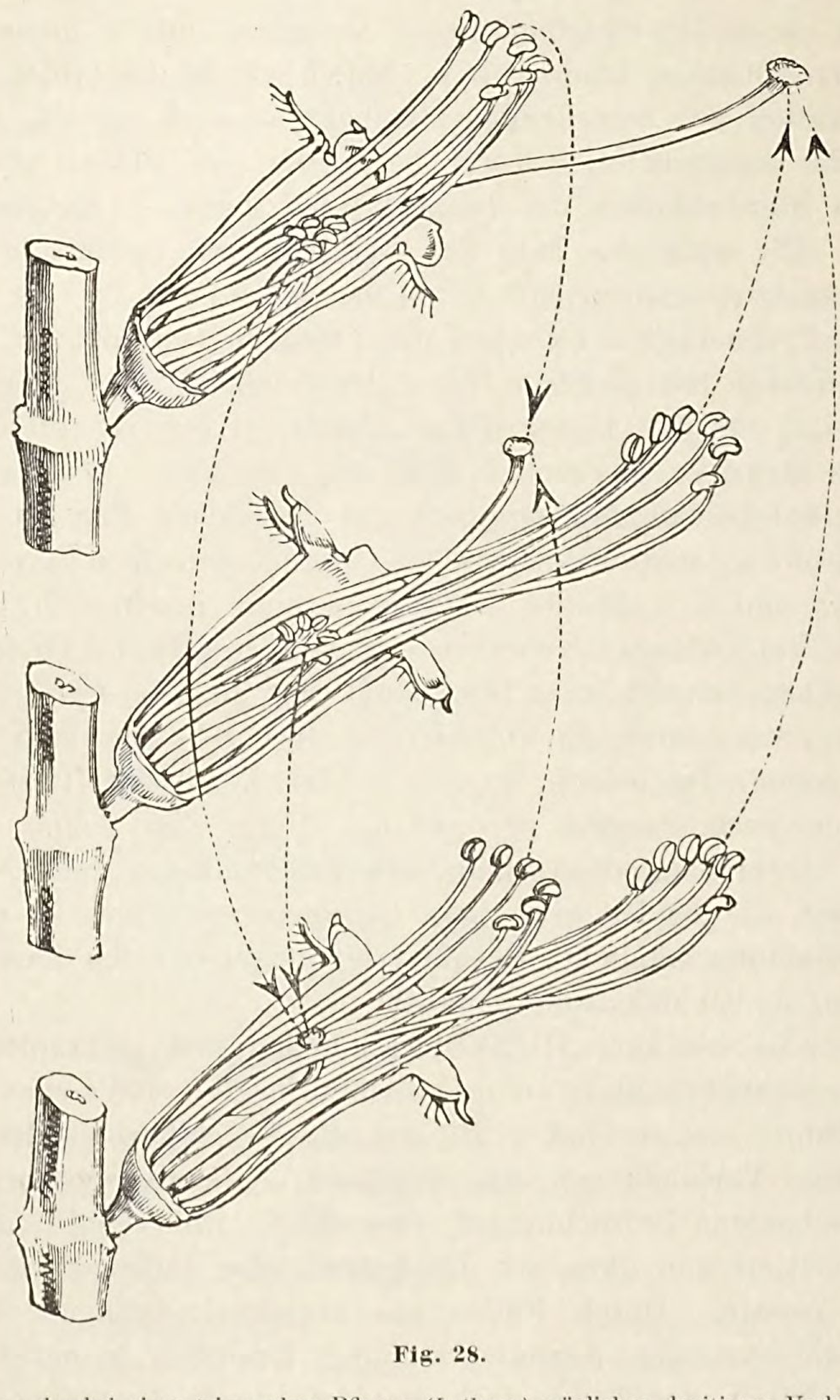


Fig. 28.

Schema der bei einer trimorphen Pflanze (*Lythrum*) möglichen, legitimen Verbindungen (nach Darwin).

Die Pfeillinien deuten an, aus welchen Antheren der Pollen auf die Narbe einer der drei Formen gebracht werden muss, um eine legitime Verbindung mit vollkommener Fruchtbarkeit zu ergeben. Die oberste Figur stellt die langgriffige, die mittlere die mittelgriffige und die unterste die kurzgriffige Form dar.

nur in zwei Fällen, nämlich bei den illegitimen Verbindungen $\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$ und bei $\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$ an; die Fehler haben aber, wenn sie wirklich solche sind, keinen wesentlichen Einfluss auf das Gesamtresultat.

Zum Verständnis der folgenden Tabelle ist noch zu bemerken, dass in derselben der leichtern Uebersicht wegen die Fruchtbarkeit durchweg durch die mittlere Zahl von Samenkörnern auf die Kapsel ausgedrückt ist; hierdurch erscheint der Unterschied zwischen der Fruchtbarkeit der legitimen und illegitimen Verbindungen kleiner, als er in Wirklichkeit ist, da bei letzteren in der Regel eine viel gröſsere Zahl der vorgenommenen Bestäubungen fehlschlägt, als bei den legitimen; es hätte also wie in den Tabellen Darwin's auch die Zahl der bestäubten Blüten und die der befruchteten Kapseln angegeben werden müssen. Allein da durch die absichtliche Überschätzung der Fruchtbarkeit der illegitimen Verbindungen am besten jeder Schein von Parteilichkeit betreffs der Abschätzung ihres Sterilitätsgrades vermieden wird, so darf das Fortbleiben jener für den Spezialforscher allerdings unentbehrlichen Zahlen wohl entschuldigt werden.

Tabelle K. Fruchtbarkeit der verschiedenen legitimen und illegitimen Verbindungen bei heterostylen Pflanzen (nach der mittleren Zahl von Samenkörnern auf die Kapsel beurteilt).

A. Dimorphe Pflanzen.

Art der Verbindung		*Primula elatior* (Darwin)	*Primula acaulis* (Darwin)	*Primula sinensis* (Darwin)	*Primula sinensis* (Hildebr.)	*Hottonia palustris* (H. Müller)	*Pulmonaria officinalis* (Darwin)
Legitim	$\bar{g}_2 \times \breve{a}_2$. .	46,5	66,9	50	41	91,4	2,11
	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$. .	47,7	65,0	64	44	66,2	2,60
Illegitim	$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$. .	27,7	52,2	35	18	77,5	0
	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$. .	12,1	18,8	25	20	18,7	1,86

B. Trimorphe Pflanzen.

Art der Verbindung		*Oxalis Valdiviana* (Hildebrand)	*Oxalis Regnelli* (Hildebrand)	*Oxalis speciosa* (Darwin)	*Lythrum Salicaria* (Darwin)
Legitim	$\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$	11,9	10,1	57,4	107,3
	$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_3$	12	10,6	59,0	51,2
	$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_2$	11,3	10,1	63,6	127,3
	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	10,4	10,4	56,3	108
	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$	11,0	9,5	54,3	81,3
	$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$	11,3	10,6	67	64,6

	Art der Verbindung	*Oxalis Valdiviana* (Hildebrand)	*Oxalis Regnelli* (Hildebrand)	*Oxalis speciosa* (Darwin)	*Lythrum Salicaria* (Darwin)
Illegitim	$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_1$	0	?	0	0,2
	$\bar{g}_3 \times \breve{a}_2$	0,006	?	30	1,6
	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$	0.48	0	42,5	2,3
	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_1$	0	0	0	1
	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_3$	0,3	0	8	69,5
	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	0	0	19*)	54,6
	$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_1$	0	?	?	47,4
	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_1$	0.3	0	0	0
	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_2$	0	0	54	2,3
	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	0	0	0	3
	$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_3$	0	?	0	0
	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_3$	0	0	8	0

Aus der Tabelle, sowie aus den übrigen, hier nicht in allen Einzelheiten erörterbaren Beobachtungen und Versuchen Darwin's und Hildebrand's ergeben sich folgende Thatsachen:

1. Die legitimen Verbindungen ergeben fast ausnahmslos (vgl. *Hottonia*, *Lythrum*) einen höheren Samenertrag für die einzelne Frucht als die illegitimen.

2. Der Unterschied in der Fruchtbarkeit der legitimen und illegitimen Verbindungen ist bei den verschiedenen Arten ungleich. Innerhalb derselben Gattung finden sich neben Arten (*Oxalis Valdiviana*, *Regnelli*), deren illegitime Verbindungen fast völlig steril sind, andere, die wie *O. speciosa* eine relativ gröfsere Fruchtbarkeit zeigen.

3. Die verschiedenen legitimen Verbindungen weichen unter sich entweder nur sehr wenig (*Oxalis Valdiviana* und *Regnelli*) oder in stärkerem Grade ab (*Lythrum Salicaria*). Bei den dimorphen Pflanzen ist in der Regel die Verbindung $\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$ (aus der kurzgriffligen Form mit Pollen der langgriffligen) die fruchtbarere; *Hottonia* und *Primula acaulis* verhalten sich jedoch umgekehrt. Bei den trimorphen Arten herrschen noch mannigfaltigere Verhältnisse; bei *Lythrum Salicaria* sind die legitimen Verbindungen auf der mittelgriffligen Form die fruchtbarsten, dann folgt hinsichtlich des Samenertrages die langgrifflige und zuletzt die kurzgrifflige Form. Diese Reihenfolge ist jedoch z. B. bei *Oxalis*

*) In diesem Falle wurde aus $\tilde{a}_3$ und $\bar{a}_1$ genommener Pollen gemischt angewandt.

speciosa nicht dieselbe; allerdings sind in diesem Falle die Unterschiede nicht so bedeutend wie bei *Lythrum*.

4. Unter den illegitimen Verbindungen der dimorphen Arten sind in der Regel die auf der langgriffligen Form fruchtbarer als die auf der kurzgriffligen (ausgenommen z. B. *Pulmonaria officinalis*, die Hildebrand in den beiden illegitimen Verbindungen jedoch vollkommen steril fand). Unter den illegitimen Verbindungen derselben trimorphen Art herrschen viel gröfsere relative Unterschiede des Fruchtbarkeitsgrades als bei den legitimen; so sind z. B. bei *Lythrum Salicaria* die illegitimen Verbindungen auf der mittelgriffligen Form auffallend fruchtbar, auf den beiden anderen Formen dagegen sehr unfruchtbar. Bei *Oxalis speciosa* sind einzelne illegitime Verbindungen auf allen 3 Formen in gewissem Grade fruchtbar; der Unterschied gegen die mittelgrifflige Form fehlt bei dieser Pflanze. Darwin stellt für *Lythrum Salicaria* bezüglich der Fruchtbarkeit der illegitimen Verbindungen die Regel auf, dass „je gröfser die Ungleichheit in der Länge zwischen dem Pistill und dem Satze von Staubgefäfsen ist, deren Pollen bei der Befruchtung benutzt wird, umsomehr auch die Unfruchtbarkeit der Verbindung erhöht wird" (a. a. O., Deutsche Übers., p. 138). Diese Regel gilt mit einiger Einschränkung auch für *Oxalis speciosa*. Die Befruchtung*) mit dem Pollen der eigenen Form liefert in der Regel noch geringeren Samenertrag als die

*) Hier mögen sogleich die neueren Untersuchungsergebnisse Hildebrand's (Experimente über die geschlechtliche Fortpflanzungsweise der *Oxalis*-Arten, Bot. Zeit. 1887, No. 1—3) beigefügt werden. Vollständige Unfruchtbarkeit bei Vereinigung von Blüten gleicher Form fand er „bei der kurzgriffligen Form von *O. Lasiandra, Deppii, bifida, flabellifolia, cernua*, bei der mittelgriffligen Form von *O. Vespertilionis, bifida, Majoranae, obtusa*, bei der langgriffligen Form von *O. tetraphylla, brasiliensis, versicolor, compressa, Coppeleri, hirta*. Nur ausnahmsweisen und sehr schwachen Fruchtansatz zeigte die bisher nur in kurzgriffligen Exemplaren kultivierte *O. Bowiei*, ebenso die mittelgrifflige Form von *O. catherinensis* (= *O. Regnelli* Miq.). Eine etwas stärkere Fruchtbildung zeigten bei Selbstbestäubung die drei Formen von *O. Valdiviana* und *speciosa*. Noch stärker war die Fruchtbildung nach Bestäubung innerhab einer und derselben Form bei *Oxalis lobata, penthaphylla* und *crassipes*. Endlich ganz fruchtbar in sich zeigte sich die mittel- und langgrifflige Form von *O. articulata*, die langgrifflige Form von *O. incarnata, rosea* und *Piottae*, und die mittelgrifflige Form von *O. carnosa*. Vollständige Fruchtbarkeit in sich zeigen natürlich die nur in einer Form vorkommenden Arten wie *O. Acetosella, Oregana, stricta, corniculata*" (a. a. O., p. 37).

anderen illegitimen Verbindungen; jedoch kommen auch in dieser Beziehung Ausnahmen (z. B. bei der mittelgriffligen Form von *Lythrum Salicaria*) vor.

Zur biologischen Erklärung der im Ganzen sehr ausgesprochenen Unterschiede zwischen der Fruchtbarkeit der legitimen und illegitimen Verbindungen hat Darwin folgende Schlussfolgerung begründet. Da nach seinen Beobachtungen*) die blütenbesuchenden Bienen den Pollen aus den Antheren der längsten Staubgefäfse vorzugsweise mit dem Abdomen und der inneren Seite der Hinterbeine aufnehmen und mit demselben Körperteile auch die Narbe der langgriffligen Form streifen, desgl. die Antheren der mittellangen Staubgefäfse und die Narbe der mittelgriffligen Form mit der unteren Thoraxseite und zwischen den Vorderbeinen zu reiben und endlich die Antheren der kürzesten Staubgefäfse und die Narbe der kurzgriffligen Form mit dem Rüssel und dem Kinn zu berühren pflegen, so folgt hieraus, dass normale Blütenbesucher in der Regel legitime Verbindungen vermitteln müssen, und da letztere die allein oder wenigstens vorwiegend fruchtbaren sind, so erscheint der Trimorphismus (wie auch die Dimorphie) als eine behufs legitimer Kreuzung zwischen den ungleichen Blütenformen erworbene und durch Auslese befestigte Anpassung. Allerdings vergisst Darwin nicht darauf hinzuweisen, dass vielfach auch die Bienen über und über mit ganz verschiedenen Arten von Pollen bedeckt werden und also auch zahlreiche illegitime Bestäubungen vermitteln! Sicherlich spielt in diesem Falle die Präpotenz des legitimen Pollens und die teilweise oder gänzliche Unwirksamkeit des illegitimen eine noch bedeutsamere Rolle als die verschiedene Art der Pollenaufladung durch die blütenbesuchenden Insekten. Die in Zusammenhang mit der zunehmenden Ungleichheit in der Länge

*) Nach den Beobachtungen von H. Müller (Befruchtung der Blumen, p. 195) ist die Apide *Cilissa melanura* Nyl. vorzugsweise auf den Besuch der *Lythrum*-Blüten angewiesen; da sie nur einen Rüssel von 3—4 mm besitzt, so muss sie, um Honig zu erlangen, einen grofsen Teil des Kopfes in die Kelchröhre stecken und berührt dabei mit der Unterseite des Kopfes die kürzesten, mit der Unterseite der Brust die mittellangen und mit der Unterseite des Hinterleibs die längsten Antheren. Andere normale, aber längerrüsslige Besucher sind aufser der Honigbiene nach Müller noch *Saropoda rotundata*, verschiedene Arten von *Bombus* und *Megachile centuncularis*, für welche die von Darwin angegebene Regel der Pollenaufladung ebenfalls passt.

der aufeinander wirkenden Organe ebenfalls zunehmende Unfruchtbarkeit betrachtet Darwin (a. a. O., p. 139) als ein „zweckloses Resultat, welches nur zufällig diejenigen Veränderungen begleitet, durch welche die Species bei dem Erlangen gewisser Charaktere gegangen ist, um die legitime Befruchtung der drei Formen zu sichern“. Hierzu sieht er sich durch die Thatsache gezwungen, dass bei *Lythrum Salicaria* die Verbindungen $\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$ und $\bar{g}_3 \times \breve{a}_2$, die leicht durch Insekten herbeigeführt werden können, ausgesprochen fruchtbarer sind als die Verbindungen $\bar{g}_3 \times \bar{a}_1$ und $\bar{g}_3 \times \tilde{a}_1$, die viel seltener zu stande kommen. Wäre die Unfruchtbarkeit in diesem Falle ein Mittel, um die illegitimen Verbindungen zu verhindern, so müsste sie bei der häufigeren Verbindung in höherem Grade eintreten, als bei der unwahrscheinlicheren. Die Notwendigkeit dieser Schlussfolgerung leuchtet allerdings nicht recht ein, da der Unterschied in der Fruchtbarkeit der beiden Verbindungen auch durch innere Ursachen begründet sein kann, die mit ihrem häufigeren oder selteneren Eintritt aufser Zusammenhang stehen.

Von Bedeutung für die Auffassung, zu welcher Darwin über hybridenähnliche Natur der illegitimen Verbindungen von heterostylen Pflanzen gelangte, war der Umstand, dass zwischen zwei von ihm sehr genau untersuchten Arten von *Primula*, nämlich *P. officinalis* und *P. acaulis*, ein in England ziemlich verbreiteter Bastard (das sogenannte Oxlip) existiert, den er ebenfalls zu seinen Kreuzungsversuchen heranzog. Die dabei erhaltenen Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle enthalten.

Tabelle L. Fruchtbarkeit der hybriden Verbindungen zwischen Primula officinalis und acaulis.*)

I. Fruchtbarkeit der elterlichen Pflanzen nach der Bastardierung.

Legitime Verbindungen = 21 : 7 : 42 Illegitime Verbindungen = 21 : 7 : 13.

*) In dieser Tabelle, wie auch in späteren Zusammenstellungen giebt von den drei hintereinander aufgeführten Zahlen die erste die Zahl der bestäubten Blüten, die zweite die Zahl der erhaltenen Kapseln, die dritte die mittlere Zahl von Samenkörnern auf die Kapsel an; die Einklammerung letzterer Zahl deutet die schlechte Beschaffenheit des gewonnenen Samens an.

Von den aus diesen Verbindungen erhaltenen Samen keimten nur wenige, nämlich sechs aus *P. acaulis brachystyl.* ♀ × *P. officinalis* (var. *polyanthus*) *macrostyl.* ♂ hervorgegangene Samen, die zugleich die am besten ausgebildeten der ganzen Versuchsreihe waren. Die Varietät *Polyanthus* ist ein rotblühendes Gartenprodukt, das in den meisten Merkmalen dem Bastard P. acaulis × officinalis nahe steht, und von Darwin für eine Varietät von P. officinalis gehalten wurde.*)

II. Fruchtbarkeit der hybriden Nachkommen unter sich und bei Rückkreuzung mit der Stammform.

	Verbindungen der hybriden Form unter sich	Verbindungen der hybriden Form ♀ mit *P. officinalis* ♂	Verbindungen der *P. officinalis* ♀ mit der hybriden Form ♂	Verbindungen der hybriden Form ♀ mit *P. acaulis* ♂	Verbindungen der *P. acaulis* ♀ mit der hybriden Form ♂
Legitim	$\bar{g}_2 \times \breve{a}_2$ = **10:0:0**	5 : 2 : 24,5	8 : 1 : 26	5 : 5 : 28,6	8 : 2 : 3.5
	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$ = 10:0:0	18 : 3 : (4,3)	**8 : 8 : 40,4**	26 : 6 : 15,7	**8 : 4 : 48,7**
Illegitim	$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ = **24:5:11,6**	11 : 1 : (13)	8 : 3 : 8,3	11 : 4 : (7,0)	8 : 8 : 14
	$\breve{g}_2 \times \breve{a}_2$ = 20:0:0	18 : 0 : 0	8 : 0 : 0	34 : 2 : 8,5	8 : 0 : 0

Hieraus ergeben sich für die hybriden Formen der beiden Primula-Arten folgende Thatsachen:

1. Die legitimen hybriden Verbindungen sind fruchtbarer als die illegitimen. (Darwin a. a. O., p. 62).

2. Die Nachkommen aus den hybriden Verbindungen sind unter sich und bei Rückkreuzung mit der Stammform in verschiedenem Grade fruchtbar, und zwar ist das langgrifflige Oxlip fruchtbarer als seine kurzgrifflige Form, wenn es illegitim mit seinem eigenen Pollen, anstatt legitim mit dem aus kurzgriffligem Oxlip, befruchtet wird. Mäfsig fruchtbar zeigten sich im Allgemeinen die Nachkommen aus hybriden Verbindungen bei Rückkreuzung mit der Stammform, sofern die Bestäubung legitim erfolgte; am fruchtbarsten war die Verbindung $\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$ zwischen langgriffligem Oxlip ♂ (= *P. acaulis* × *P. officinalis*) und kurzgriffliger *P. officinalis* ♀; die Fruchtbarkeit war in diesem Fall fast so grofs, wie wenn die Eltern rein gewesen wären. Auch die analoge Verbindung $\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$ zwischen langgriffligem Oxlip ♂ und kurzgriffliger *P. acaulis* ♀ ergab ein gutes Mittel von 48,7 Samen-

*) Nach Focke (Pflanzenmischlinge, p. 249) ist der Polyanthus jedoch wahrscheinlich ein der P. officinalis (durch Rückkreuzung?) genäherter Abkömmling von P. acaulis × officinalis.

körnern.*) Werden sämtliche legitimen und sämtliche illegitimen Verbindungen der hybriden Nachkommen zusammengefasst, so ergeben bei den ersteren 29 % der befruchteten Blüten Kapseln im Mittel mit 27,4 Samenkörnern, und bei den letzteren nur 15 % der befruchteten Blüten Kapseln im Mittel mit 11 Samenkörnern (a. a. O., p. 59 u. 60). Dies zeigt deutlich, dass „die hybriden Nachkommen viel fruchtbarer sind, wenn sie mit einer der elterlichen Arten gekreuzt werden als bei Kreuzung unter sich, aber noch immer nicht so vollkommen fruchtbar wie die Elternspecies" (p. 56).

Ebenso wie die Nachkommen aus hybriden Verbindungen von *Primula*-Arten untersuchte Darwin nun auch die aus illegitimen Verbindungen dieser und anderer heterostylen Pflanzen — und zwar in einer Reihe aufeinander folgender Generationen. Der hierbei eingeschlagene Weg war im Allgemeinen der, dass der aus einer bestimmten illegitimen Verbindung herstammende Samen ausgesäet und die daraus erhaltenen Sämlinge zur Blütezeit entweder legitim mit Pollen aus den zuständigen Antheren anderer, ebenfalls illegitim erzeugter Sämlinge der beiden anderen Formen**) oder illegitim mit Pollen ihrer eigenen Form, bisweilen auch mit Pollen legitimer Pflanzen bestäubt und die Fruchtbarkeit aller dieser verschiedenen Verbindungen, sowie der Charakter ihrer Nachkommenschaft festgestellt wurde. Die wichtigsten, hierbei für Arten von Primula erhaltenen Resultate sind in der folgenden Tabelle in möglichst gekürzter Form zusammengestellt.

Tabelle M. Verhalten der Nachkommen aus illegitimen Verbindungen von Primula-Arten in aufeinanderfolgenden Generationen.

*) Dies Ergebnis kann nicht überraschen, wenn man das Verhalten der Elternpflanzen bei diesen Hybridisationen berücksichtigt. Wie unter Tabelle LI bemerkt ist, ergab nämlich die analoge Verbindung $\bar{g}_1 \times \bar{a}_1$ zwischen *P. acaulis* ♀ und der mutmaſslichen Gartenhybride Polyanthus ♂ (= *P. acaulis* × *officinalis*) bei den Versuchen Darwin's unter allen hybriden Produkten ähnlicher Art nicht nur den schönsten, sondern auch den allein keimungsfähigen Samen (wegen stattgefundener Rückkreuzung!). Da Darwin den Polyanthus als Varietät einer Stammart und nicht als Bastard auffasste, musste ihm dieser Umstand unerklärbar erscheinen.

**) Es erscheint praktisch, diese Art der Bestäubung als halblegitim, d. h. als intermediär zwischen vollkommen illegitim und vollkommen legitim zu bezeichnen.

I. *Primula sinensis.*

	Illegitime, langgrifflige Form	Illegitime, kurzgrifflige Form		Gleichgrifflige Form
Art der Verbindung:	$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$		$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (aus der illegit. Verbindung der langgriffligen Form)
1. Generation .	$\bar{g}_2$ (27 Ex.)	$\breve{g}_1$ (7 Ex.)	$\bar{g}_2$ (1 Ex.)	$\bar{g}_1 \times \bar{a}_1$ (gleichgrifflig)
Mit Pollen bestäubt . .	illegitim = 10 : 9 : 39,75 (legitim = 8 : 7 : 53)	halblegit. = 8 : 5 : 28,6 illegit. = 4 : 3 : 23,6	illeg. = 4 : 3 : 23,6	illeg. = 8 : 5 : 43 **(fruchtbar)**
2. Generation .	$\bar{g}_2$ (25 Ex.) kräftig, die Blüten reduciert	$\breve{g}_1$ (6 Ex.) niedrig, von schwacher Konstitution, aber **fruchtbar**		$\bar{g}_1 \times \bar{a}_1$ (16 Ex., gleichgrifflig)
Mit Pollen bestäubt . .	illegitim = 17 : 17 : 29,2 halblegitim = 15 : 14 : 46	illegitim = 12 : 12 : 28,2 halblegitim = 4 : 4 : 32,2		illegitim = 6 : 6 : 68 spontan = 13 : 13 : 53,2 **(sehr fruchtbar)**

II. *Primula acaulis Jacq.* (= *P. vulgaris Flor. Brit.*).

	Illegitime, langgrifflige Form der rotblühenden Varietät	Langgrifflige gewöhnliche Form	Kurzgrifflige gewöhnliche Form
Art der Verbindung:	$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$	$\bar{g}_2 \times \breve{a}_2$	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$
1. Generation .	$\bar{g}_2$ (23 Ex., teils rot, teils gelb)	$\bar{g}_2 \times \breve{a}_2$	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$
Bestäubt	illegitim = 72 : 11 : 11,5 **(sehr unfruchtbar)**	illegitim = 20 : 14 : 15,4 (mit Pollen der illegit. langgriffligen Form)	legitim mit Pollen der illeg. langgriffligen Form = 10 : 6 : 30,5
illegit. mit Pollen der gewöhnlichen langgriffligen Form .	= 72 : 39 : 31,4		
legit. mit Pollen der gewöhnlichen kurzgriffligen Form .	= 26 : 18 : 36,4		

III. *Primula officinalis Jacq.* (= *P. veris Flor. Brit. var. officinalis*).

	Illegitime, langgrifflige Form	Illegitime, kurzgrifflige Form	Gleichgrifflige Form (rotblühend)
Art der Verbindung:	$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	$\breve{g}_2 \times \breve{a}_2$
1. Generation .	$\bar{g}_2$ (3 Ex.)	$\breve{g}_1$ (1 Ex.) $\bar{g}_2$ (2 Ex.)	$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (langgriffl. 2 Ex.) · $\breve{g}_2 \times \breve{a}_2$ (gleichgriffl. 6 Ex.) · $\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$ (kurzgriffl. 12 Ex.)
Mit Pollen bestäubt . .	illegit. = 160 : 22 : 15,1 (**unfruchtbar**) halbleg. = 24 : 9 : 38 (legit. = 20 : 10 : x)	illegit. = 27 : 1 : 23 (**steril**) halbleg. = 4 : 1 : 26	selbstbefr. 41 : 41 : 34 (**sehr fruchtbar**)
2. Generation .	$\bar{g}_2$ (53 Ex.)		$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (langgriffl. 9 Ex.) · $\breve{g}_2 \times \breve{a}_2$ (gleichgriffl. 63 Ex.)
Mit Pollen bestäubt . .	illegit. = 25 : 15 : 16,3 (in Töpfen) = 20 : 5 : 0 (in freiem Lande)		
3. Generation .	$\bar{g}_2$ (4 Ex.)		
Mit Pollen bestäubt . .	illegit. = 10 : 6 : 18,7 (in Töpfen)		
4. Generation .	$\bar{g}_2$ (20 Ex.)		
Mit Pollen bestäubt . .	illegit. = 30 : 17 : 32 (in Töpfen) = x : 3 : 17 (in freiem Lande)		
5. Generation .	$\bar{g}_2$ (8 Ex.) $\breve{g}_1$ (2 Ex.)		
Mit Pollen bestäubt . .	legitim = x : 5 : 0 (in freiem Lande).		

Anmerkung. Die Darstellungsart in obiger Tabelle erhellt aus folgendem Beispiel: Bei *Pr. sinensis* (1) entsprangen aus der illegitimen Verbindung auf der langgriffligen Form 27 langgrifflige Sämlinge, von denen 10 Blüten bei illegitimer Bestäubung 9 Kapseln im Durchschnitt mit 39,75 Körnern (= 10 : 9 : 39,75) ergaben, während bei legitimer Bestäubung 8 Blüten 7 Kapseln im Durchschnitt mit 53 Körnern hervorbrachten. Aus illegitimen Verbindungen dieser 27 Sämlinge werden 25 langgrifflige Individuen 2. Generation erhalten, von denen 17 Blüten bei illegitimer Bestäubung 17 Kapseln im Durchschnitt mit 29.2 Körnern lieferten etc.

Diese Beobachtungsreihe, die sich allerdings nur bei *P. officinalis* über eine gröfsere Anzahl von Generationen erstreckt, lässt eigentümliche Unterschiede zwischen dem Verhalten der illegitimen Nachkommen der verschiedenen Primula-Arten hervortreten. Während z. B. die Nachkommen aus der illegitimen Verbindung $\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ bei *Primula sinensis* in zwei illegitim befruchteten Generationen nur in geringem Grade hinsichtlich der Fruchtbarkeit geschwächt erschienen, waren die aus der gleichen Verbindung unter gleichen Umständen bei *Pr. officinalis* gezogenen Nachkommen in ziemlich hohem Grade unfruchtbar; auch nahm bei letzterer die Sterilität der späteren Generationen besonders bei Kultur der Pflanze in freiem Lande — also unter möglichst natürlichen Bedingungen — immer mehr zu. In ähnlicher Weise unterschieden sich auch die Nachkommen aus der illegitimen Verbindung $\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$ bei den beiden genannten *Primula*-Arten. Dieser Fall lehrt, dass hier specifische Fruchtbarkeitsunterschiede vorliegen, die die Aufstellung einer allgemeinen Regel nicht gestatten. Jedoch lässt sich sagen, dass die Nachkommen aus illegitimen Verbindungen ihren eingeborenen Charakter der Unfruchtbarkeit mehr oder weniger ausgesprochen vererben, und dass derselbe selbst durch eine spätere, legitime Verbindung nicht völlig verwischt werden kann. Viel strenger wird der lang- oder kurzgriffige Charakter der Blütenform überliefert, so dass also die illegitim erzeugten Nachkommen aus einer illegitimen, langgriffligen Elternpflanze wenigstens in gewissen Fällen wieder langgrifflig, die aus einer ebensolchen kurzgriffligen Elternpflanze wieder kurzgriffig ausfallen, während aus legitimen Verbindungen sowohl lang- als kurzgrifflige Nachkommen und zwar in ungefähr gleichem Zahlenverhältnis hervorgehen. Ganz besonders lehrreich sind aber die obigen Beobachtungen hinsichtlich der gleichgriffligen Form, die sich als Abweichung neben den beiden dimorphen Formen z. B. bei *Pr. officinalis*, *sinensis*, *Auricula*, *farinosa*, *elatior* u. a. findet und von Darwin besonders bei den erstgenannten zwei Arten untersucht wurde. Die dabei ermittelten Thatsachen erscheinen so wichtig, dass sie hier etwas ausführlicher mitzuteilen sind:

1. Die gleichgrifflige Abweichung von *Primula sinensis* war aus einer illegitimen Verbindung der langgriffligen Form hervorgegangen und besafs Staubgefäfse, die, wie bei der Elternpflanze, tief unten in der Korolle standen, während das Pistill so kurz war, dass die Narbe sich in gleicher Höhe mit den Antheren

befand. Bei Befruchtung mit eigenem Pollen war sowohl die elterliche Pflanze als auch die aus ihr gezogene Nachkommenschaft in hohem Grade fruchtbar; während ihr Pollen in der Gröſse der Körner mit dem der langgriffligen Pflanze übereinstimmte, verhielt sich das Pistill in der Länge und der Beschaffenheit seiner Narbe in der Regel wie das der kurzgriffligen Form. In der gleichgriffligen Varietät scheinen somit die sonst auf verschiedene Blüten verteilten und zu einer legitimen Verbindung zusammentretenden Sexualelemente in einer und derselben Blüte vereinigt zu sein; sie liefern daher bei Selbstbestäubung ebenso fruchtbare Nachkommen wie sonst nur ungleichgrifflige Pflanzenindividuen bei wechselweiser legitimer Kreuzung.

2. Die gleichgrifflige Varietät von *P. officinalis* stand in direktem Gegensatz zu der erstbeschriebenen von *P. sinensis*, da bei ihr die Staubgefäſse in der Länge, Stellung und Gröſse des Pollens durchaus denen der kurzgriffligen Form entsprachen, während das Pistill zwar in der Länge variierte, der Funktion nach aber als langgrifflig sich herausstellte; auch produzierten einige von Darwin aus der gleichgriffligen Form gezogene Sämlinge im ersten Jahre Blüten mit kurzen Griffeln, im folgenden Jahre solche mit auſserordentlich langen Pistillen. Bei der in Rede stehenden gleichgriffligen Varietät stehen die Antheren hoch oben in der Korolle, wie bei den gewöhnlichen kurzgriffligen Individuen, der Griffel dagegen ist so verlängert, dass die Narbe die Höhe der Antheren erreicht. Auch diese Form erwies sich bei den Bestäubungsversuchen als hochgradig selbstfertil und vererbte nicht nur ihre rote Blütenfarbe, sondern auch ihre Sexualeigenschaften mit bemerkenswerter Strenge auf die zweite Generation. Ihr wesentlicher Charakter besteht nach Darwin „in einer anomalen Kombination der männlichen und weiblichen Sexualorgane, die eigentlich in zwei verschiedenen Formen existiren, in einer und derselben Blüte“ (a. a. O., p. 207); nur stellt diese Kombination den entgegengesetzten Fall zu der der gleichgriffligen Varietät von *P. sinensis* dar und leitet deshalb ihren Ursprung wahrscheinlich nicht wie diese aus einer Verbindung der langgriffligen, sondern einer solchen der kurzgriffligen Form her, worüber Darwin allerdings keine bestimmte Angabe macht. Die von ihm gezogene Pflanze stammte aus Samen eines gleichgriffligen Exemplars, das im botanischen Garten von Edinburg gewachsen war. Interessant ist

auch, dass einzelne Exemplare dieser Abweichung (wie auch solche von *P. sinensis*) sich in einem intermediären Zustand zwischen lang- und kurzgrifflig mit etwas grösserer Neigung zur Kurzgriffligkeit befanden und dann bei Selbstbefruchtung eine geringere Zahl von Samen lieferten, als sonst. Wurde die gleichgrifflige Varietät mit Pollen aus der gewöhnlichen kurzgriffligen Form von *P. officinalis* — d. h. der Form nach illegitim, der Funktion nach legitim — bestäubt, so war sie fruchtbarer (8 : 6 : 53) als nach Bestäubung mit Pollen aus der gewöhnlichen langgriffligen Form (8 : 7 : 24,4). Dieser Unterschied entspricht durchaus dem angenommenen Mischcharakter dieser Varietät.

3. Das Auftreten gleichgriffliger, in hohem Grade selbstfertiler und ihre sexuellen Eigenschaften regelmässig vererbender Varietäten bei *Primula* ist deshalb instruktiv, weil es die Möglichkeit darthut, dass durch Kombination zweier ungleichartiger (d. h. stark differenzierter) Sexualelemente in den männlichen und weiblichen Organen einer und derselben Blüte autogame Formen hervorgebracht werden können, die viel fruchtbarer sind, als sie es ohne eine solche Kombination unter gewöhnlichen Verhältnissen einer Zwitterblüte sein würden. Die Antheren und Pistille derselben Blüte stehen bei dieser Kombination in genau dem gleichen Gegensatz zu einander, wie sonst gleich lange Organe auf Individuen entgegengesetzter Form und gehen daher auch bei scheinbar illegitimer Befruchtung doch ebenso fruchtbare, sexuelle Verbindungen ein, wie sie bei legitimer Kreuzung zwischen normalen Individuen ungleicher Griffellänge stattfinden. Da die von Darwin beobachteten gleichgriffligen Varietäten teils aus illegitim befruchteten Pflanzen (bei *P. sinensis*), teils aus wirklichen Hybriden (wie *P. officinalis* × *acaulis*) ihren Ursprung nahmen, und sowohl illegitime, als hybride Befruchtung auch sonst Rückschlagserscheinungen anzuregen pflegt, so glaubt Darwin (a. a. O., p. 238) die gleichgrifflige Abänderung „wenigstens zum Teil als Resultat eines Rückschlags“ (auf den Urzustand der heterostylen Pflanzen) ansehen zu können, wofür auch der Umstand spricht, dass bei Primula sinensis einige Pflanzen ebenfalls illegitimer Abstammung in ihren Blüten auf den ursprünglichen, wilden Zustand derselben zurückgeschlagen erschienen. Andererseits vergleicht er jedoch die gleichgrifflige Varietät mit einem monströsen Hermaphroditen bei sonst getrenntgeschlechtigen Tieren.

Über die Stetigkeit, mit welcher illegitim befruchtete, dimorphe

Pflanzen ihren lang- und kurzgriffligen Charakter auf die folgenden Generationen übertragen, teilt Darwin folgende Tabelle mit.

Tabelle N. Vererbung des lang- und kurzgriffligen Blütencharakters bei den Nachkommen illegitim befruchteter, dimorpher Pflanzen.

Art der Verbindung	Name der Pflanze	Anzahl der langgrifflig. Nachkommen	Anzahl der kurzgrifflig. Nachkommen
$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (in 5 Generationen)	*Primula officinalis*	156	6
$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	„ „	5	9
$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (in 2 Generationen)	*Pr. acaulis*	69	0
$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$ (i. mehrer. Generat.)	*Pr. Auricula*	25	75
$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (in 2 Generationen)	*Pr. sinensis*	52	0
$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ (nach Hildebrand) .	„ „	14	3
$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	„ „	1	24
$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$	*Pulmonaria officinalis*	11	0
$\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$	*Polygonum fagopyrum*	45	4
$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	„ „	13	20

Hiernach gehören die Nachkommen einer illegitimen, mit Pollen der nämlichen Form befruchteten Pflanze vorwiegend oder bisweilen ausschliefslich der Form der Elternpflanzen an. Die Fälle, in denen einige von den Sämlingen zu einer von der ihrer Eltern verschiedenen Form gehören, können nach Hildebrand durch Rückschlag erklärt werden. So rührten z. B. die langgriffligen Elternpflanzen, von welcher die 162 illegitimen Sämlinge obiger Tabelle abstammten, ohne Zweifel aus der Verbindung $\bar{g}_2 \times \bar{a}_1$ her und die 6 kurzgriffligen Sämlinge können einem Rückschlag, der aber erst in der 4. oder 5. Generation eintrat, auf einen kurzgriffligen, männlichen Urahnen zugeschrieben werden. Ferner ist eigentümlich, dass die langgrifflige Form ihren Charakter viel treuer überliefert, als die kurzgrifflige — eine schwer erklärbare Erscheinung, die Darwin damit in Zusammenhang bringt, dass die Urform vieler dimorphen Pflanzen vielleicht langgrifflig gewesen ist.

Noch verwickeltere Probleme bietet das Verhalten der illegitimen Nachkommen von trimorphen Arten dar. Ueber dasselbe stellte Darwin bei *Lythrum Salicaria* sehr ausgedehnte Untersuchnngen an, deren Hauptergebnisse in der folgenden Tabelle vereinigt sind. Die Methode bestand in diesem Fall darin, dass den aus illegitimen Verbindungen abstammenden Sämlingen während der Blütezeit gestattet wurde, sich reichlich und legitim durch die Thätigkeit der Bienen von andern illegitimen, dicht dabei wachsenden, zu den zwei andern Formen gehörigen Pflanzen

befruchten zu lassen. Hierdurch waren die äusseren Umstände für jede Kategorie der Versuchspflanzen die gleichen, und es konnte der jeder Verbindung einwohnende Grad von Fruchtbarkeit wegen vielfach eintretender, legitimer Bestäubung in etwas erhöhtem Maſse sich Geltung verschaffen. In folgender Uebersicht sind die von Darwin für jede einzelne Pflanze mitgeteilten Zahlen gruppenweise vereinigt und zu mittleren Werten zusammengezogen worden.

Tabelle O. Verhalten der Nachkommen aus illegitimen Verbindungen von *Lythrum Salicaria.*

	Art der elterlichen Verbindung	Wuchs der Nachkommen	Beschaffenheit des Pollens	Charakter der Blütenform	Mittlere Zahl der Samenkörner auf die Kapsel	Fruchtbarkeit der elterlichen Pflanzen
Auf der mittelgriffligen Form	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_3$	normal	durchweg normal	alle drei Formen	120,5	69,5
	$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_1$	nicht zwerghaft	bei der $\tilde{g}$-Form bisweilen kontabescent	teils lang-, teils mittelgrifflig	93,1	47,1
	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	nicht normal	bei der $\tilde{g}$-Form teilweise kontabescent	teils mittel-, teils langgrifflig	81,8	54,6
Auf der kurzgriffligen Form	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_2$	nicht zwerghaft	in verschiedenem Grade kontabescent	teils kurz-, teils langgrifflig	92,3	2,3
	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	nicht normal	vielfach kontabescent	teils kurz-, teils langgrifflig	53,5	0
Auf d. langgriffl. Form	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$	nicht zwerghaft	vielfach kontabescent	nur langgrifflig	44,2	0
	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_1$	sehr zwerghaft	vielfach kontabescent	nur langgrifflig	7,1	0

Normalzahl*) von Samenkörnern, welche legitim erzeugte Pflanzen der drei Formen bei legitimer Befruchtung producieren.

	Mittlere Anzahl der Körner auf die Kapsel
Mittelgrifflige Form . . .	130 (Maximum 151)
Langgrifflige Form . . .	93 (Maximum 159)
Kurzgrifflige Form . . .	83,5 (Maximum 112).

*) Diese Normalzahlen sind wahrscheinlich zu niedrig, da sie von Pflanzen gewonnen wurden, die unter ungünstigeren Bedingungen wuchsen, als die obigen Nachkommen aus illegitimen Verbindungen.

Der hier zunächst auffallende Umstand ist die offenbare Beziehung, die zwischen dem Grade der Fruchtbarkeit der verschiedenen elterlichen Formen und dem ihrer illegitimen Nachkommen besteht. Die Vergleichung der in dieser und der Tabelle K aufgeführten Fruchtbarkeitsverhältnisse führt im Zusammenhange mit anderweitigen biologischen Eigentümlichkeiten von *Lythrum Salicaria*, sowie der trimorphen Pflanzen überhaupt auf folgende Thatsachen und Schlussfolgerungen, die zunächst unabhängig von der Darstellung und Ansicht Darwin's erörtert werden sollen, um letztere später von dem gewonnenen Standpunkte aus beurteilen zu können.

Die mittelgrifflige Form (von *Lythrum Salicaria*) erscheint ihrer unmittelbaren Fruchtbarkeit, sowie der ihrer Nachkommen nach als diejenige, die unter allen Umständen den gröfsten Samenertrag liefert. Als die relativ unfruchtbarste stellt sich die kurzgrifflige Form heraus; in der Mitte zwischen den beiden übrigen Formen scheint die langgrifflige Form zu stehen, für welche jedoch das Beobachtungsmaterial unvollständig ist. Dieser ungleiche Fruchtbarkeitsgrad wird keineswegs allein durch die Natur des bestäubten Pistills (oder besser des zu befruchtenden Eikerns in der Eizelle), sondern mindestens ebensosehr durch den wirkenden Pollen (oder nach neuerer Anschauung des Spermakerns) bedingt. Es zeigt sich dies zunächst darin, dass, soweit die Beobachtungen reichen, die Verbindungen mit dem Pollen der eigenen Form sowohl an den elterlichen Pflanzen als an den Nachkommen steriler sind, als die illegitimen Verbindungen zwischen ungleichen Formen. Auch lehrt ein Blick auf die Tabelle O, dass die Nachkommen aus illegitimen, selbstbefruchteten Pflanzen durch zwerghaften Wuchs und stärker verkümmerten Pollen ganz besonders gekennzeichnet sind; eine Ausnahme macht in dieser Hinsicht wiederum nur die mittelgrifflige Pflanze. Letztere entspricht anscheinend in mehrfacher Hinsicht der gleichgriffligen Varietät bei dimorphen Arten von Primula, indem sie sowohl die Natur des lang- und kurzgriffligen Pistills als auch die Funktion des Pollens aus den kurzen Antheren der langgriffligen und die des Pollens aus den längsten Staubgefäfsen der kurzgriffligen Form in sich vereinigt. Mit dieser Annahme stimmt sowohl die Beschaffenheit ihres Pistills als die Gröfse der Pollenzellen überein. Die Pollenzellen von Lythrum und Oxalis bilden nach zunehmender Gröfse geordnet 5—6 Stufen, die sich in folgender Weise auf die drei Formen verteilen.

Lythrum Salicaria.

Langgrifflig	Mittelgrifflig	Kurzgrifflig
$\bar{g}_3$ — —	$\tilde{a}_3$ = Stufe 4	$\breve{a}_3$ = Stufe 5
$\bar{a}_2$ = Stufe 3	$\tilde{g}_2$ — —	$\breve{a}_2$ = Stufe 3
$\bar{a}_1$ = Stufe 2	$\tilde{a}_1$ = Stufe 1	$\breve{g}_1$ — —
	Oxalis Regnelli.	
$\bar{g}_3$ — —	$\tilde{a}_3$ = Stufe 5	$\bar{a}_3$ = Stufe 4
$\bar{a}_2$ = Stufe 3	$\tilde{g}_2$ — —	$\breve{a}_2$ = Stufe 2
$\bar{a}_1$ = Stufe 1	$\tilde{a}_1$ = Stufe 1	$\breve{g}_1$ — —
	Oxalis speciosa.	
$\bar{g}_3$ — —	$\tilde{a}_3$ = Stufe 6	$\breve{a}_3$ = Stufe 5
$\bar{a}_2$ = Stufe 4	$\tilde{g}_2$ — —	$\breve{a}_2$ = Stufe 3
$\bar{a}_1$ = Stufe 2	$\tilde{a}_1$ = Stufe 1	$\breve{g}_1$ — —
	Oxalis Valdiviana.	
$\bar{g}_3$ — —	$\tilde{a}_3$ = Stufe 4	$\breve{a}_3$ = Stufe 5
$\bar{a}_2$ = Stufe 2	$\tilde{g}_2$ — —	$\breve{a}_2$ = Stufe 3
$\bar{a}_1$ = Stufe 1	$\tilde{a}_1$ = Stufe 1	$\breve{g}_1$ — —

Das Gemeinsame besteht also darin, dass die Pollenzellen aus

$\bar{a}_1$ und $\tilde{a}_1$ $\bar{a}_2$ und $\breve{a}_2$ $\tilde{a}_3$ und $\breve{a}_3$

stufenweise annähernd oder völlig an Gröſse gleich sind, so dass die kürzesten Staubgefäſse auch den kleinsten Pollen, die mittellangen solchen von mittlerer Gröſse und die längsten den gröſsten Pollen enthalten. Ferner findet folgende, für den Trimorphismus wohl überhaupt charakteristische Korrelation zwischen der Ausbildung der weiblichen und männlichen Sexualorgane auf jeder der drei Formen statt; es erscheint*) nämlich

$\bar{g}_3$: gefördert ♀	$\tilde{a}_3$: gefördert ♂	$\breve{a}_3$: gefördert ♂
$\bar{a}_2$: zwittrig = ♂	$\tilde{g}_2$: zwittrig = ♀	$\breve{a}_2$: zwittrig = ♂
$\bar{a}_1$: vermindert ♂	$\tilde{a}_1$: vermindert ♂	$\breve{g}_1$: vermindert ♀

Die Ausdrücke zwittrig = ♂ und zwittrig = ♀ sollen hierbei denjenigen Zustand bezeichnen, der in den männlichen oder weiblichen Sexualzellen einer normalen Zwitterblüte anzunehmen ist.

*) Die langgrifflige Form kann der Geschlechterverteilung nach als gynomonöcisch, die mittelgrifflige als trimonöcisch, die kurzgrifflige als andromonöcisch betrachtet werden, wenn es zulässig ist, die Verteilung der Sexualelemente bei einer trimorphen Pflanze innerhalb einer und derselben Blüte in derselben Weise gesondert anzunehmen, wie es bei den genannten Sexualformen in den verschiedenen Blüten desselben Stockes der Fall ist. Ebenso erscheint bei den dimorphen Pflanzen die langgrifflige Form als gynomonöcisch, die kurzgrifflige als andromonöcisch. Die nähere Begründung hierfür hoffe ich bei einer späteren Gelegenheit geben zu können.

Um die etwas verwickelten Unterschiede zwischen den 18 möglichen Verbindungen zunächst durch einen bildlichen Vergleich zu erläutern, wollen wir annehmen, dass die geförderten ♀- und die verminderten ♂-Sexualelemente, die als Eikern und als Spermakern bei der Kernverschmelzung im Befruchtungsakt zusammentreten, z. B. einem chemisch basischen, die geförderten ♂- und verminderten ♀-Elemente einem sauern, die zwittrigen (♂ oder ♀) einem indifferenten Oxyd entsprächen, das sich einer stärkeren Säure gegenüber als Basis, einer stärkeren Basis gegenüber als Säure verhält.

Dann wäre nach diesem Vergleich:

$\bar{g}_3$ = Basis	$\tilde{a}_3$ = Säure	$\breve{a}_3$ = Säure
$\bar{a}_2$ = Säure oder Basis	$\tilde{g}_2$ = Basis oder Säure	$\breve{a}_2$ = Säure oder Basis
$\bar{a}_1$ = Basis	$\tilde{a}_1$ = Basis	$\breve{g}_1$ = Säure

Wenn wir nun die weitere Annahme machen, dass die mittellangen Organe mit indifferentem Charakter nur bei Einwirkung aufeinander die entgegengesetzten Stoffe (d. h. Säure und Basis) zur Wirkung gelangen lassen, dagegen in den Fällen, wo diese Organe mit anderen in ungleicher Höhe sich vereinigen, die gleichartigen Stoffe (d. h. Säure und Säure etc.), so tritt nur bei den Verbindungen in der gleichen Horizontalreihe, nämlich bei:

$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_3$	$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_2$	$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$
$\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$

Salzbildung ein, die hier vergleichsweise den der legitimen Verbindung analogen Vorgang darstellt. Die übrigen Kombinationen zwischen den Organen ungleicher Höhe würden nur Aneinanderlagerungen von Säure mit Säure oder von Basis mit Basis liefern und entsprechen also den illegitimen Verbindungen, deren Bestandteile wegen ihres gleichartigen Charakters keine Anziehung aufeinander ausüben und daher unfruchtbar bleiben. Dieses Beispiel entspräche dem Falle, dass eine trimorphe Art nur fruchtbare, legitime und lauter unfruchtbare, illegitime Verbindungen liefert, wie z. B. Oxalis Regnelli (nach Tabelle K).

Es lässt sich aber z. B. auch folgende Verteilung der sauern und basischen Stoffe in den Sexualelementen der Organe annehmen:

$\bar{g}_3$ = Basis	$\tilde{a}_3$ = Säure	$\breve{a}_3$ = Säure
$\bar{a}_2$ = Saures Salz	$\tilde{g}_2$ = Basis	$\breve{a}_2$ = Saures Salz
$\bar{a}_1$ = Basisches Salz	$\tilde{a}_1$ = Basisches Salz	$\breve{g}_1$ = Säure.

Hier geben die in derselben Horizontalreihe stehenden Stoffe, wie vorhin, normale Salze, die den legitimen Verbindungen analog sind; aber auch einige illegitime Kombinationen, wie z. B. $\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$, $\tilde{g}_2 \times \breve{a}_3$ liefern normales Salz, andere dagegen stärker basische oder sauere Salze, endlich eine dritte Art wie z. B. $\breve{g}_1 \times \breve{a}_3$, $\breve{g}_1 \times \tilde{a}_3$ nur Aneinanderlagerungen von gleichartigen Stoffen, die einer völlig sterilen Verbindung entsprechen, während die stärker basischen oder sauern Salze eine Zwischenstellung einnehmen. Dieser Fall würde ungefähr dem von Lythrum Salicaria an die Seite zu stellen sein, bei dem sich die illegitimen Verbindungen auf $\tilde{g}_2$ durch besondere Fruchtbarkeit auszeichnen.

Der hier angedeutete Vergleich veranschaulicht es, wie je nach der Verteilung gleichartiger und ungleichartiger Sexualelemente in den neun miteinander in Wechselwirkung tretenden Arten von Geschlechtsorganen bei den trimorphen Pflanzen in dem einen Falle absolute Unfruchtbarkeit sämtlicher illegitimen Verbindungen, in einem andern eine relativ gröfsere Fruchtbarkeit gewisser Kombinationen im Vergleich zu anderen möglich ist, ohne dass dabei der wesentliche Charakter der drei durch verschiedene Sexualeigenschaften gekennzeichneten Formen sich ändert; nur der graduelle Unterschied der sexuellen Gegensätze, wie er sich auch in den wechselnden Gröfsenverhältnissen der Pollenkörner und der Ungleichheit der Narben zu erkennen giebt, scheint von Art zu Art innerhalb gewisser Grenzen zu variieren. Je ausgesprochener diese Gegensätze in den zusammengehörigen Elementen einer bestimmten Sexualkombination sind, desto fruchtbarer fällt dieselbe aus, je gleichartiger dieselben werden, desto mehr nimmt die Unfruchtbarkeit der Verbindung zu, so dass die rein autogamen schliefslich sich als die am meisten sterilen herausbilden. Die aus solchen Verbindungen herstammenden Nachkommen müssen daher mehr und mehr aussterben, während die legitimen Abkömmlinge wegen ihrer gröfseren Fruchtbarkeit und Lebenskraft alle übrigen Konkurrenten illegitimer Abstammung überflügeln und schliefslich allein die Fortpflanzung der Species besorgen, sobald aus illegitimer Befruchtung keine Nachkommenschaft mehr hervorgeht. Zwischen diesem Endzustande des Trimorphismus und seinem mutmafslichen Anfangsstadium eines selbstfertilen, noch nicht sexuell differenzierten Zwitterzustandes liegen zahlreiche Zwischenstufen, für welche z. B. die verschiedenen Arten von Oxalis die thatsächlichen Belege liefern. Hiernach erscheint die

Heterostylie als eine besondere Form der sexuellen Variation, bei der die Zwittrigkeit der Einzelblüte nicht wie bei diöcisch werdenden Zwittergewächsen aufgehoben wird und trotzdem die Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen wie bei selbststerilen Pflanzen wegen der Art der Geschlechtseinrichtung notwendig ist. Die Pollenübertragung kann allerdings wie auch bei diöcischen und gleichzeitig entomophilen Pflanzen nur durch Insekten herbeigeführt werden; da aber die sexuelle Variation offenbar die Unfruchtbarkeit der illegitimen Verbindungen als direkte Folge bedingt hat, kann die Art der Insektenbestäubung nicht die für heterostyle Pflanzen charakteristische Form der Geschlechterverteilung hervorgerufen und dieselbe auf dem Wege natürlicher Auslese gezüchtet haben. Andernfalls hätte, wenn etwa ein gewisser Grad von Sterilität der illegitimen Verbindungen unabhängig von der sexuellen Variation eingetreten wäre, auch die Art des Insektenbesuchs daran nichts ändern können.

Die Auffassung Darwin's ist allerdings eine wesentlich andere als die soeben vorgetragene. Er veranschaulicht zunächst die Zeugungsverhältnisse der trimorphen Pflanzen durch folgendes Bild. „Wir wollen annehmen, dass die Individuen ein- und derselben Species von Ameisen immer in dreifachen Verbindungen leben, und dass in einer von diesen ein ♀ von bedeutender Gröfse mit sechs mittelgrofsen und sechs kleinen ♂, in der zweiten Verbindung ein mittelgrofses ♀ mit sechs sehr grofsen und sechs kleinen ♂ und in der dritten ein kleines ♀ mit sechs sehr grofsen und sechs mittelgrofsen ♂ lebt. Ein jedes von diesen drei ♂ würde, obgleich es fähig wäre, sich mit jedem ♂ zu begatten, mit seinen eigenen zwei Sätzen von ♂ nahezu steril sein, und ebenso auch mit zwei anderen Sätzen von Männchen der nämlichen Gröfse wie seine eigenen, welche in den anderen zwei Gemeinden leben; es würde aber vollkommen fruchtbar sein, wenn es sich mit einem ♂ seiner eigenen Gröfse paarte. Es würden daher die 36 zu halben Dutzenden in den drei Verbindungen verteilten ♂ in drei Sätze von je einem Dutzend geteilt sein, und diese Sätze würden ebenso wie die drei ♀ von einander in ihren reproduktiven Fähigkeiten in genau derselben Weise differieren, wie es die verschiedenen Species einer und derselben Gattung thun. Es ist aber eine noch viel merkwürdigere Thatsache, dass junge, von irgend einer der drei durch ein ♂ einer verschiedenen Gröfse illegitim befruchteten, ☿-Ameisen aufgezogene Individuen in einer ganzen

Reihe von Beziehungen den hybriden Nachkommen aus einer Kreuzung zwischen zwei verschiedenen Species von Ameisen ähnlich sein würden. Sie würden in ihrer Natur zwerghaft und mehr oder weniger oder selbst gänzlich unfruchtbar sein" u. s. w. (a. a. O., p. 239, 240.)

Dieses Bild erleichtert in hohem Grade die sonst schwierige Vorstellung der 18 möglichen Verbindungsfälle, sowie auch des Unterschiedes zwischen legitimen und illegitimen Verbindungen; allein es lässt uns im Stich, wenn wir uns klar zu machen versuchen, weshalb z. B. die Paarung von einem mittelgrofsen ♀ mit einem ♂ der nämlichen Gemeinde fruchtbarer ausfällt als eine solche zwischen einem sehr grofsen ♀ und einem ♂ derselben Gruppe, und doch liegt ein analoger Fall thatsächlich bei *Lythrum* vor. Der innere Grund hoher Fruchtbarkeit gewisser Verbindungen im Gegensatz zu anderen, mehr und weniger sterilen wird daher auch von Darwin in die Natur der aufeinander wirkenden Sexualelemente verlegt. Er sagt darüber (a. a. O., p. 210): „Da die Formen der nämlichen trimorphen oder dimorphen Species offenbar in der allgemeinen Struktur identisch sind, mit Ausnahme der Reproduktionsorgane, und da sie in der allgemeinen Konstitution identisch sind (denn sie leben unter genau denselben Bedingungen), so muss die Sterilität ihrer illegitimen Verbindungen und die ihrer illegitimen Nachkommen ausschliefslich von der Natur der sexuellen Elemente und von ihrer Unverträglichkeit, sich in einer besonderen Art und Weise zu verbinden, abhängen."

Ebenso ruft eine besondere, konstitutionelle Beschaffenheit der bei legitimen Verbindungen zusammentretenden Sexualelemente die Fruchtbarkeit jener hervor. Hierin stimmt die Auffassung Darwin's vollständig mit der oben aufgestellten überein. Allein Darwin hat nicht die naheliegende Konsequenz gezogen, dass unter dieser Annahme der erste Anstofs zu Heterostylie aller Wahrscheinlichkeit nach von einer funktionellen Variation der Sexualelemente ausgegangen sein wird, die von einer ungleichen Ausbildung der äufseren Geschlechtsorgane als ihrer Folge begleitet war; er nimmt vielmehr eine besondere Ursache für die Verlängerung oder Verkürzung der Geschlechtsorgane und eine zweite für die Differenzierung der Sexualelemente an, wobei dann unerklärbar erscheint, inwiefern beide Ursachen zusammen das thatsächlich in den Sexual- und Fruchtbarkeitsverhältnissen der hete-

rostylen Pflanzen vorliegende Resultat geben können. Über die Entstehung der Heterostylie sagt er selbst: „Wie die sexuellen Elemente heterostyler Pflanzen dazu kamen, von dem, was sie waren, so lange die Species homostyl war, abzuweichen, sind sehr dunkle Punkte.“ Das ist gewiss richtig; aber die Dunkelheit wird unnütz vergröfsert, wenn die Umbildung der äufseren Sexualorgane nicht von der konstitutionellen, zunächst nicht näher erklärbaren Umänderung der Sexualelemente, sondern von der Bestäubungsthätigkeit der Insekten abhängig gedacht wird, die nach Darwin an der in der Länge der Staubfäden und der Pistille variierenden Urform der heterostylen Pflanzen durch natürliche Zuchtwahl im Zusammenhange mit den wohlthätigen Wirkungen der Kreuzung die zwei oder drei verschiedenen Blütenformen gezüchtet haben soll. Unabhängig davon, aber trotzdem gleichzeitig hat sich dann nach seiner Auffassung die für die heterostylen Pflanzen charakteristische Unfruchtbarkeit herausgebildet, infolge deren z. B. die langgriffige Form einer dimorphen Art „mit der Hälfte ihrer Schwesterpflanzen“, d. h. mit allen Individuen der nämlichen Form keine oder wenigstens nur minderwertige Verbindungen einzugehen vermag. Obgleich auf der Hand liegt, dass eine solche Einrichtung nur dann sich erhalten und vererben kann, wenn sie für die betreffende Species wohlthätig ist, so betrachtet Darwin sie doch als ein „beiläufiges und zweckloses Resultat“ (p. 230) und verlegt sich auf diese Weise selbst den Weg zu einer verständlichen Erklärung der Heterostylie. Sein Vergleich der illegitimen Verbindungen mit hybriden, so begründet er in manchen Punkten wie der Beeinträchtigung der Fruchtbarkeit, der Wuchsverringerung der Nachkommen, der Kontabescenz des Pollens auch ist, verleitet doch andrerseits zu der Auffassung, in der illegitimen Befruchtung einen der Bastardierung wesensgleichen Vorgang zu erblicken, während sie vielmehr mit Inzucht unter zu nahen Verwandten und Selbstbefruchtung auf eine Stufe zu stellen ist. Denn wie Darwin selbst in seinem Werke über Kreuzung nachgewiesen hat, sind die Wirkungen der Inzucht und Selbstbefruchtung in zahlreichen Fällen äufserlich genau dieselben wie die der Bastardbefruchtung, und doch sind beide Vorgänge in ihrem Wesen gerade entgegengesetzt. Während Inzucht oder direkte Abstammung aus der gleichen Kernpaarung (z. B. bei *Lilium croceum* nach Focke) — also überhaupt zu nahe Verwandtschaft der sich paarenden Sexualkernelemente — Unfruchtbarkeit

herbeiführt, wird letztere bei der Bastardbefruchtung in vielen Fällen offenbar durch zu grofse Verschiedenheit der Sexualelemente bedingt; ein mäfsiger Grad von Verschiedenheit der letzteren scheint aber sowohl für die sexuellen Verbindungen zwischen den Individuen derselben Art als auch verschiedener Arten notwendig und vorteilhaft zu sein. Ohne letztere Annahme würde die thatsächliche Fruchtbarkeit gewisser Hybriden oder auch die einzelner illegitimen Verbindungen, z. B. bei der gleichgriffligen Varietät von Primula oder der mittelgriffligen Form von Lythrum immer nur als eine merkwürdige Ausnahme, nicht als eine den sonst bekannten Zeugungsverhältnissen der Blütenpflanzen entsprechende und aus ihnen erklärbare Erscheinung gelten können.

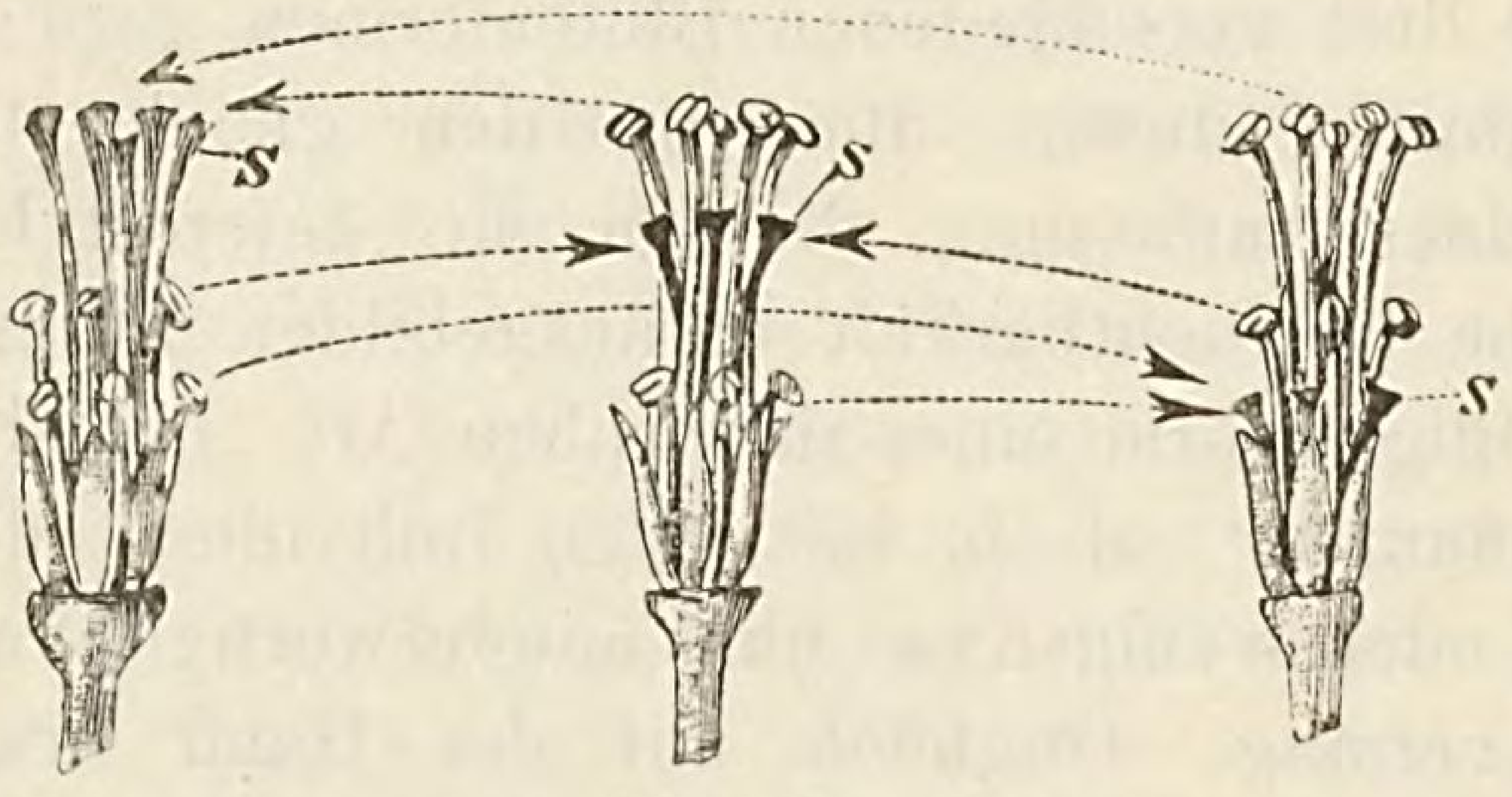


Fig. 29.
Schema der bei einer trimorphen *Oxalis*-Art möglichen, legitimen Verbindungen (nach Darwin).
Die Pfeillinien deuten an, aus welchen Antheren der Pollen auf die Stigmata (S, S, S) einer der drei Formen (links langgrifflig, in der Mitte mittelgrifflig, rechts kurzgrifflig) gebracht werden muss, um eine legitime Verbindung zu ergeben.

Je nach dem Grade von Differenzierung ihrer Sexualelemente, d. h. im Zusammenhange mit der geringeren oder gröfseren Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit Pollen ihrer eigenen Form, überliefern nun auch die verschiedenen trimorphen Arten ihren Blütencharakter (d. h. ihre Lang-, Mittel- oder Kurzgriffligkeit) mit ungleicher Zähigkeit. Da Darwin's Beobachtungen in dieser Hinsicht unvollständig sind und neue, ausgedehnte Untersuchungen darüber von Hildebrand (Experimente über die geschlechtliche Fortpflanzungsweise der Oxalis-Arten. Bot. Zeit. 1887, No. 1—3) vorliegen, sei es gestattet, dieselben an dieser Stelle mitzuberücksichtigen. Derselbe Forscher war es auch, der den ersten hierher gehörigen Fall genauer beobachtete und feststellte, dass die langgrifflige Form von *Primula sinensis* bei Bestäubung mit Pollen von der nämlichen Form vorwiegend langgrifflige Sämlinge liefert, während es bekannt ist, dass legitime Verbindungen in der Regel eine annähernd gleiche Zahl von lang- und kurzgriffligen Nachkommen hervorbringen. Die hierauf bezüglichen Beobachtungen an dimorphen Pflanzen sind bereits früher zusammengestellt worden

(s. Tab. N). Noch mannigfaltiger und deshalb auch instruktiver sind diese Verhältnisse bei den trimorphen Pflanzen. Eine Übersicht der thatsächlichen Feststellungen giebt folgende nach Darwin's und Hildebrand's Angaben entworfene Tabelle. Zur Erleichterung des Aufsuchens der bei einer trimorphen Pflanze möglichen Sexualverbindungen dient das beigedruckte Schema von Oxalis (Fig. 29).

Tabelle P. Überlieferung der drei Blütenformen bei trimorphen Pflanzen.

Name der Pflanze und Beobachter	Art der Verbindung		Grad der Fruchtbarkeit	Zahl der Nachkommen Lang-grifflig	Mittel-grifflig	Kurz-grifflig
Lythrum Salicaria (Darwin)	Illegitim	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$	gering	56	0	0
		$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_1$	mässig	17	8	0
		$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_3$	stark	14	8	18
		$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	mässig	1	3	0
		$\breve{g}_1 \times \bar{a}_2$	gering	4	0	8
		$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	gering	1	0	8
Oxalis Valdiviana (Hildebrand)	Legitim	$\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$	stark	15	18	20
		$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_3$	„	15	18	6
		$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_2$	„	24	27	2
		$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	„	2	12	11
		$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$	„	4	8	13
		$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$	„	2	4	10
	Illegitim	$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_1$	gering	0	1	0
		$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$	„	2	0	0
O. Regnelli Miq. = *O. catherinensis* (Hildebrand)	Legitim	$\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$	stark	1	6	6
		$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_3$	„	1	2	0
		$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	„	—	8	4
		$\tilde{g}_2 \times \bar{a}_2$	„	2	4	0
		$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$	„	0	3	3
		$\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$	„	0	2	1
	Illeg.	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	gering	0	x	x
O. Lasiandra (incl. der mittelgriffligen *O. Hernandesii* nach Hildebrand)	Legit.	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	stark	8	11	13
		$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$	„	x	x	x
	Illeg.	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	steril	—	—	—
O. Smithii (Hildebrand)	Legit.	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$, $\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$	stark	x	x	x
	Illeg.	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$, $\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	steril	—	—	—
O. Bowiei (Hildebrand)	Illeg.	$\breve{g}_1 \times \breve{a}_2$	gering	0	2	2
O. speciosa (Darwin) (Hildebrand)	Legit.	$\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$, $\breve{g}_1 \times \bar{a}_1$	stark	33	0	26
		$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	„	0	x	x

Name der Pflanze und Beobachter	Art der Verbindung		Grad der Fruchtbarkeit	Zahl der Nachkommen: Lang-grifflig	Mittel-grifflig	Kurz-grifflig
O. crassipes (Hildebrand)	Legit.	$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_3$ $\tilde{g}_2 \times \bar{a}_2$	fruchtbar	x	x	0
	Illeg.	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	teilweise fruchtbar	—	—	—
O. violacea (Trelease)	Legit.	$\bar{g}_3 \times \breve{a}_3$	fruchtbar	x	0	x
O. lobata (Hildebrand)	Illeg.	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	teilweise fruchtbar	9	20	13
O. pentaphylla (Hildebrand)	Legit.	$\tilde{g}_2 \times \breve{a}_2$	fruchtbar	2	3	3
		$\breve{g}_1 \times \tilde{a}_1$	„	1	0	4
	Illeg.	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	ziemlich fruchtbar	0	5	0
O. articulata (Hildebrand)	Legit.	$\bar{g}_3 \times \tilde{a}_3$	sehr fruchtbar	x	x	2*
	Illeg.	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$ $\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	fruchtbar	—	—	—
O. carnosa (Hildebrand)	Illeg.	$\tilde{g}_2 \times \tilde{a}_3$	fruchtbar	0	x	0
O. rosea (Hildebrand)	Illeg.	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$	fruchtbar	x	0	0
O. incarnata (Hildebrand)	Illeg.	$\bar{g}_3 \times \bar{a}_2$	fruchtbar	x	0	0

* Die betr. Exemplare traten erst nach jahrelanger Kultur der beiden anderen Formen auf. Ein x in der Tabelle deutet eine bestimmte, aber nicht näher angegebene Zahl von Exemplaren der betr. Form an.

Hildebrand fasst die für die trimorphen *Oxalis*-Arten vorliegenden Thatsachen bezüglich der Überlieferung ihrer Formen auf die Nachkommen in folgender Weise zusammen (a. a. O., p. 38). „Wenn die Befruchtungen innerhalb einer und derselben Form vorgenommen werden, so zeigten die Nachkommen entweder alle die gleiche Form, nämlich bei der langgriffligen Form von *O. rosea, Piottae, incarnata*, oder es gehörten die Nachkommen zwei Formen an, indem die Nachkömmlinge der kurzgriffligen *O. Bowiei* kurz- oder mittelgrifflig waren, oder die Nachkommen zeigten alle drei Formen, was bei der mittelgriffligen *O. lobata* der Fall war. Bei Vereinigung von zwei Formen zeigten die Nachkommen entweder nur diese beiden Formen allein, was immer bei der lang- und mittelgriffligen *O. crassipes* geschah, fast immer auch bei *O. catherinensis*. Oder es trat, wenn nur zwei Formen miteinander vereinigt wurden, unter den Nachkommen auch die dritte Form auf, nämlich bei Vereinigung der mittel- und kurzgriffligen Form von *O. Lasiandra, pentaphylla* und *Smithii* auch die langgrifflige Form, bei Vereinigung der lang- und mittelgriffligen Form von

O. articulata auch, obgleich nur selten, die kurzgriffige. Im Allgemeinen möchte man hiernach versucht sein zu sagen, dass je unfruchtbarer die Formen einer Art bei Selbstbestäubung sind, desto leichter unter den durch Vereinigung zweier Formen erzeugten Nachkommen auch die dritte auftritt, z. B. bei *O. Lasiandra*, hingegen je fruchtbarer eine Form in sich, ein desto zäheres Festhalten an dieser Form in ihren Nachkommen z. B. bei *O. carnosa* und *incarnata*. Doch zeigen sich auch Ausnahmen, und um eine feste Regel aufzustellen, sind die Erfahrungen noch lange nicht zahlreich genug."

In einer älteren Abhandlung über den Gegenstand (Bot. Zeit. 1871, p. 434) giebt Hildebrand folgende Erklärung über das Auftreten der dritten, nicht unter den Eltern vertretenen Form. „Dieselbe scheint sich mit Leichtigkeit aus dem Umstand zu ergeben, dass ja die Eltern der ihrer Form nach untersuchten Nachkommen einen sehr verschiedenen Ursprung haben können; dieselben können auf der einen Seite durch die Bestäubung ihrer beiden Formen untereinander erzeugt sein, und daraus wird es dann erklärlich, dass auch die Mehrzahl der von ihnen zusammen erzeugten Nachkommen wieder diesen beiden Formen angehört; haben aber die Grosseltern dieser nicht beide dieselben Formen gehabt, wie ihre Eltern, so ist es ganz natürlich, dass von den Enkeln einige nicht der Form des Vaters oder der Mutter angehören, sondern der abweichenden, sei es nun der Grofsmutter oder des Grofsvaters." Hildebrand's später (1887) veröffentlichte Beobachtungen lehren ferner, dass die Anlage zu der dritten abweichenden Form (z. B. bei *Oxalis articulata* und *Lasiandra*) Jahre lang latent bleiben und dann ohne sichtbaren, äufseren Einfluss plötzlich auftreten kann. Auch werden unter Umständen bei einer mit sich selbst unfruchtbaren Form, wie z. B. der kurzgriffligen Form von *O. Lasiandra*, auf ungeschlechtlichem Wege von Brutzwiebel zu Brutzwiebel die Anlagen zu den beiden anderen Formen übertragen, die dann bei Einwirkung des Pollens der mittelgriffligen Form auf die kurzgriffligen Blüten geweckt werden.

Die Aufgabe zukünftiger Forschung wird es sein, alle diese Vererbungsverhältnisse völlig aufzuklären, die für das Verständnis des Trimorphismus und der Heterostylie überhaupt von gröfster Bedeutung sind. Trotzdem ist es wünschenswert, hier wenigstens hypothetisch die Möglichkeit einer Erklärung anzudeuten, durch welche die mitgeteilten Vererbungsthatsachen im Zusammenhange

mit der Fruchtbarkeit und der Zusammensetzung der Sexualelemente erblickt werden. Der Vergleich der verschiedenen *Oxalis*-Arten lehrt in dieser Beziehung folgendes:

Es existieren Arten wie *O. incarnata*, *rosea* und *carnosa*, deren Formen bei Bestäubung mit eigenem Pollen sich auffallend fertil zeigen und dabei mit Zähigkeit ausschliefslich ihre eigene Form auf die Nachkommen übertragen. Diese Arten scheinen hinsichtlich ihres Trimorphismus auf einer unteren Stufe der Entwickelung zu stehen.

Ihnen schliefsen sich Arten wie *O. speciosa*, *O. Bowiei*, wahrscheinlich auch *O. catherinensis* an, deren Formen bei Selbstbestäubung mit eigenem Pollen bedeutend weniger fruchtbar sind und sowohl bei legitimer als illegitimer Kreuzung in der Regel die Formen der beiden Eltern oder nur eine einzelne Form derselben den Nachkommen überliefern.

Eine dritte Reihe bilden diejenigen Species, bei denen eine einzelne Form wie bei *O. lobata* (dsgl. auch bei *Lythrum Salicaria*) die mittelgriffige Form, sich durch teilweise Fruchtbarkeit auszeichnet und bei illegitimer Verbindung zwischen zwei Formen oder auch bei Selbstbestäubung ebenso wie bei legitimer Kreuzung nicht nur die beiden elterlichen Formen, sondern auch die dritte Form zu überliefern im stande ist.

Auf der letzten Stufe scheinen die Arten zu stehen, bei denen wie bei *O. Valdiviana* sämtliche illegitimen Verbindungen fast oder ganz steril sind, und die legitimen Verbindungen zwischen zwei Formen mit Regelmäfsigkeit die dritte Form ergeben.

Letztere Stufe repräsentiert offenbar den trimorphen Zustand einer Species in vollkommenster Ausprägung, da bei ihr die für die Erhaltung der Formenreinheit und des Gleichgewichts vorteilhafte Erzeugung aller drei Individuentypen bei Zeugung zwischen je zweien am meisten gesichert ist. Der Grad der sexuellen Differenzierung muss auf dieser Stufe das mögliche Maximum erreicht haben, da die legitimen Verbindungen gleichmäfsig und stark fruchtbar, die illegitimen aber ebenso gleichmäfsig unfruchtbar geworden sind. In direktem Gegensatz hierzu befinden sich die Species der untersten Stufe, die selbst bei Bestäubung mit eigenem Pollen in gewissem Grade fruchtbar sind und dabei immer nur ihre eigene Form fortpflanzen, bei legitimer Verbindung aber wohl auch die der beiden Eltern überliefern. Ihre Sexualelemente scheinen also die Vererbungsanlagen für die dritte

Form noch nicht in sich aufgenommen zu haben, während sie auf der einzelnen Form unter sich noch nicht soweit verändert sind, dass sie ihre Selbstfertilität verloren hätten; infolgedessen befestigen sie ihre eigene Form durch Inzucht zunächst mehr und

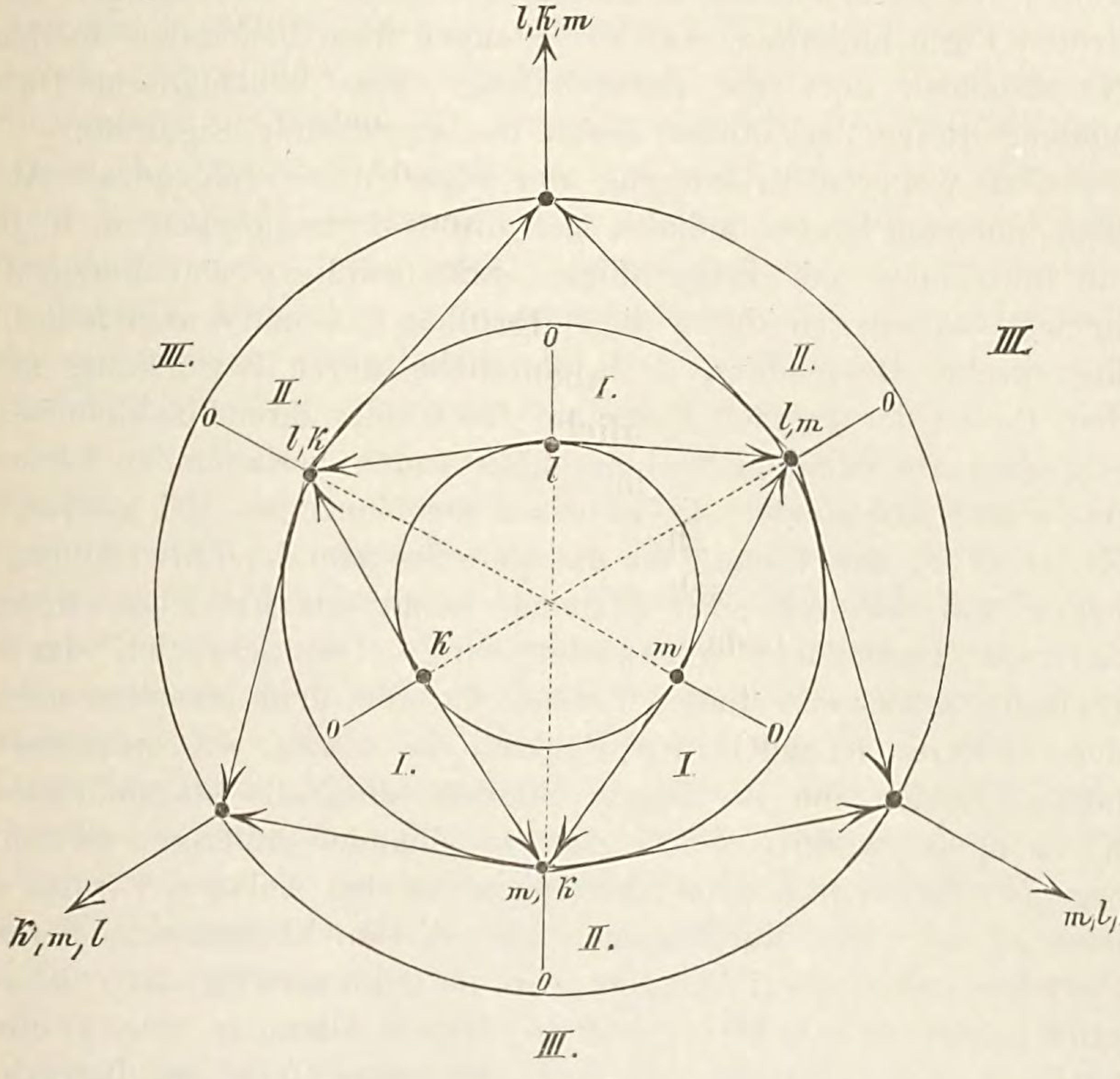


Fig. 30.

Schema für die Überlieferung der drei Blütenformen in den Sexualelementen trimorpher Pflanzen.

Langgrifflige Anlagen sind durch *l*, mittelgrifflige durch *m*, kurzgrifflige durch *k* angedeutet. Radiäre Linien drücken direkte Descendenz, schräge, mit Pfeilspitzen versehene Linien Kreuzung aus. Im ersten Stadium (I.) sterben die Descendenten mit einfachen Anlagen, im zweiten (II.) diejenigen mit je zwei Anlagen aus; im dritten (III.) bleiben nur Descendenten mit je drei Anlagen (*l*, *m*, *k* etc.) übrig, die deshalb regelmäfsig auf alle Nachkommen aus legitimen Kreuzungen vererbt werden.

mehr. Man muss sich nun vorstellen, dass durch die viele Generationen hindurch fortgesetzte Inzucht zuletzt eine allmählich gesteigerte Unfruchtbarkeit und endlich ein völliges Aussterben derjenigen Individuen eintritt, die ausschliefslich Anlagen einer einzigen Form enthalten. Von diesem Zeitpunkt an sind nur noch Descendenten aus Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen

Formen vorhanden, die dementsprechend auch Anlagen zweierlei Art (z. B. für Lang- und Kurzgriffligkeit) in ihren Sexualelementen enthalten und daher bei Selbstbefruchtung auch zwei Formen vererben; die legitimen Verbindungen zwischen zwei Individuen verschiedener Form müssen in diesem Fall immer die Anlagen der dritten Form enthalten, und so gelangen dieselben daher in den Nachkommen auch zur Entwickelung. Eine schematische Darstellung dieser Verhältnisse liefert die umstehende Figur 30.

Zur weiteren Erläuterung der Figur diene folgendes. Auf dem innersten Kreise befinden sich die drei Stammtypen, d. h. je ein Individuum mit langgriffligen, mittelgriffligen und kurzgriffligen Sexualanlagen (durch die Buchstaben *l*, *m* und *k* angedeutet); ihre direkte Descendenz, d. h. sämtliche durch Befruchtung mit dem Pollen der eigenen Form auf ihnen oder ihren Nachkommen erzeugten Abkömmlinge sind durch die radiär verlaufenden Linien (bei *l* etc.) angedeutet, die zwischen dem innersten und mittleren Kreise (d. h. dem Raum I für das erste Stadium der Entwickelung) liegen und dort mit einer 0 enden, womit das Erlöschen dieser Art von Descendenz angedeutet wird. Die schrägen, durch Pfeilspitzen ausgezeichneten Linien, die von dem innersten nach dem mittleren Kreise in drei Punkten (*m*, *k* u. s. w.) zusammenlaufen, deuten die in diesem Stadium ebenfalls stattfindenden Kreuzungen zwischen den legitim zu einander gehörigen Sexualorganen der betreffenden Individuen mit den Anlagen *l* (resp. *k* oder *m*) an. Die Nachkommen aus diesen Kreuzungen, deren Produkte nun je zwei Anlagen (z. B. im ♀ kurzgrifflig, im ♂ langgrifflig und umgekehrt) enthalten, treten allein in das zweite Stadium (den Raum II) ein und überliefern teils bei Befruchtungen mit Pollen ihrer eigenen Form ihre beiden Anlagen auf ihre direkte Descendenz (die radiären, vom mittleren Kreise ausgehenden Linien), teils gehen sie mit anderen Individuen ungleicher Abstammung und ungleicher Form legitime Kreuzungen (durch die schrägen mit Pfeilspitzen versehenen Linien im Raume II angedeutet), die nun alle drei Anlagen übertragen müssen, da die zusammentretenden Sexualelemente jetzt immer je zwei verschiedene Doppelanlagen enthalten, unter denen eine Anlage zweimal vorkommt: z. B. liefern *m*, *k* und *l*, m Anlagen von der Zusammensetzung *m*, *l*, *k*, wobei *m* wohl am leichtesten übertragen und an den Nachkommen am zahlreichsten entwickelt werden wird. Schliefslich sterben durch allmähliches Unfrucht-

barwerden der illegitimen Verbindnngen auch die direkten Descendenzen mit je zwei Anlagen (wie *m*, *k* etc.) aus und es bleiben nur solche Individuen übrig, die bei legitimer Kreuzung je zweier Formen immer auch die dritte Form ergeben müssen, weil sie die Anlagen letzterer entweder in dem Pollen oder der Eizelle (genauer in den betreffenden Sexualkernen) der sich miteinander legitim verbindenden Geschlechtsorgane enthalten. Damit ist das Endstadium (im Raume III) erreicht, in welchem einige Arten von *Oxalis* sich thatsächlich befinden, während andere erst das Stadium II erreicht haben und noch andere im Stadium I leben; manche Species können auch Zwischenzustände zwischen diesen, im Schema absichtlich getrennt gehaltenen drei Entwickelungsstufen darbieten. Vergleicht man die thatsächen Beobachtungen hinsichtlich der Überlieferung der drei Formen (in Tabelle P), so zeigen dieselben eine hinlängliche Übereinstimmung mit der Theorie. So also könnte sich die Entwickelung einer trimorphen Species vollziehen, nachdem die sexuelle Variation nach der auf Seite 234, 235 angedeuteten Weise in drei parallelen Individuenreihen eingetreten und sich durch Inzucht hinreichend befestigt hat, deren Abkömmlinge aber durch die Kreuzungsprodukte allmählich überflügelt werden. Man sieht, dass hier die allmählich eintretende Unfruchtbarkeit und Ausmerzung der direkten Descendenz aus den illegitimen Verbindungen eine notwendige Bedingung des Fortschritts ist, um die gekreuzten Anlagen rein und unvermischt auf die Nachkommen zu überliefern, da bei Erhaltung der ursprünglichen Stammformen durch Rückkreuzung mit denselben das Gesetzmäfsige des ganzen Vorgangs gestört und aufserdem minderwertige Abkömmlinge gezüchtet werden würden. Gleichzeitig veranschaulicht das Schema, inwiefern die allmählich eintretende Unfruchtbarkeit bei Befruchtung mit eigenem Pollen in direktem Zusammenhange mit der Vererbung von lang-, mittel- und kurzgriffligen Anlagen steht.

Naturgemäfs ist obiges Schema nichts weiter als ein Bild und erläutert nur, wie sich die Sache etwa verhalten könnte, nicht wie sie sich wirklich verhält. Den weiteren Beobachtungen eine gewisse Richtung zu geben, kann unter Umständen jedoch die Folge derartiger Spekulationen sein, wie sie ja von Darwin selbst in diesem und zahlreichen ähnlichen Fällen angeregt sind. Es dürfte daher hervorzuheben sein, dass auch sehr starke Abweichungen von obigem Schema, wie sie offenbar bei *Oxalis*

lobata und *Lythrum Salicaria* vorliegen, unter dasselbe gebracht werden können. In diesen Fällen zeichnet sich z. B. die mittelgriffflige Form durch relativ gröfsere Fruchtbarkeit bei Bestäubung mit Pollen der eigenen Form aus und überliefert dabei nicht nur zwei Formen, sondern alle drei. Sobald nämlich die direkte Descendenz einer Form wie z. B. aus *m* noch lebenskräftig ist, während Nachkommen aus Kreuzungen zwischen *k* und *l* entstehen, können letztere auch mit ersteren kreuzen (in der Figur durch die punktierte von *m* nach *l*, *k* gezogene Linie angedeutet), wodurch ebenfalls die Kombination *m*, *l*, *k* — aber nur mit einfach vertretenen Anlagen — entsteht. Dieselbe wird dann zunächst durch Inzucht befestigt und kann, wie das Beispiel von *Lythrum* zeigt, bis zum dritten Entwickelungsstadium des Trimorphismus sich trotz der Selbstbefruchtung erhalten, wobei letztere anscheinend normal wirkt und Nachkommen aller drei Formen liefert. Aber auch in diesem Falle zeigt die etwas geschwächte Fruchtbarkeit und die Unregelmäfsigkeit der Formenüberlieferung den Unterschied gegen eine echt legitime Kombination mit doppelt vertretenen Sexualanlagen an. — Endlich wäre es nicht schwer, ein ähnliches Schema wie das obige auch für den Dimorphismus aufzustellen und z. B. zu veranschaulichen, wie die langgrifflige Form als die bei Selbstbestäubung in der Regel fruchtbarere mit gröfserer Zähigkeit ihre eigene Form überliefert als die mehr selbststerile, kurzgrifflige, die aber mit eigenem Pollen bestäubt nicht blofs kurzgrifflige, sondern auch langgrifflige Nachkommen erzeugt und daher die Anlagen beiderlei Art bereits in ihre Sexualkerne aufgenommen haben muss. Näher auf diese und andere Verhältnisse der Heterostylie, wie auch beispielsweise deren Übergang in Diöcie einzugehen, müssen wir uns an dieser Stelle versagen.

Aus den vorangehenden Ausführungen dürfte unschwer ersichtlich sein, dass die Untersuchungen Darwin's über Di- und Trimorphismus — so bewundernswert und gründlich sie sind — den Gegenstand bei weitem nicht erschöpfen. Die Forschung steht hier eben noch in den Anfängen, und es war daher auch unter diesen Umständen nicht möglich, ein abschliefsendes Urteil über die hierher gehörigen Erscheinungen auszusprechen.

Ähnliches gilt für die Geschlechterverteilung, die Darwin in dem 7. Kapitel seines Buches über die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen der nämlichen Art — leider nur sehr kurz — behandelt. Die späteren Forschungen seit Darwin's Tode

haben hier erst erkennen lassen, welches ausgedehnte Gebiet noch ungenügend bekannter Erscheinungen gerade die Sexualitätsverhältnisse der Blütenpflanzen darbieten, deren Feststellung bis zu einem gewissen Grade allerdings der systematischen Botanik anheimfällt. Allein die genauere, die Besonderheiten jeder einzelnen Art und jedes kleineren oder gröfseren Florengebiets ins Auge fassende Erforschung der sexuellen Variationen im Zusammenhange mit der Blütenbestäubung bildet den Eckpfeiler der gesamten Blütenbiologie, von dessen gesichertem und breit ausgeführtem Aufbau der wissenschaftliche Wert dieses ganzen Forschungszweiges abhängt. Nicht die geistreichen Deutungen dieser oder jener Blütenanpassung oder Schutzeinrichtung, sondern die mühsam von Einzelheit zu Einzelheit fortschreitende Untersuchung der thatsächlichen Sexual- und Fruchtbarkeitsverhältnisse ist es, welche die Forschung auf diesem Gebiete am meisten fördert. Mit gewohntem Scharfblick hat Darwin auch hier die ersten Grundlinien für spätere Untersuchungen angedeutet und die bis dahin nur ungenügend bekannten Abweichungen des Hermaphroditismus besonders bei den sogenannten polygamen Pflanzen ins Auge gefasst. Als Beispiel einer triöcischen, d. h. einer in zwittrigen, rein männlichen und rein weiblichen Individuen auftretenden Pflanze, untersuchte er die Esche; als gynodiöcisch bezeichnete er Pflanzen, die neben zwittrigen auch weibliche Stöcke producieren, und denen sich die gynomonöcischen Arten (mit zwittrigen und weiblichen Blüten auf demselben Stock) anschliefsen. Diesen Gruppen stehen die androdiöcischen (mit zwittrigen und männlichen Stöcken) und andromonöcischen Pflanzen (mit zwittrigen und männlichen Blüten auf demselben Stocke) gegenüber. Fälle von Androdiöcie kannte Darwin aus eigener Anschauung noch nicht; als andromonöcisch führt er *Galium* und *Veratrum* an. Zwischenstufen zwischen Hermaphroditismus und Diöcie beobachtete er bei *Evonymus europaeus*, *Fragaria*-Arten, *Rhamnus catharticus* (ähnlich bei *R. lanceolatus* und *Epigaea repens* nach Asa Gray) und *Ilex Aquifolium*, bei denen Ungleichgriffligkeit und ungleiche Ausbildung der Antheren, sowie des Pollens in verschiedenen Blüten derselben Art vorkommen; Darwin gelangte jedoch über die Natur dieser Variationen und ihr Verhältnis zur Heterostylie noch nicht zu einem Abschluss. Eingehendere Studien widmete er den durch verschiedengradige Verkümmerung der Staubgefäfse von gewissen

Individuen ausgezeichneten, gynodiöcischen Pflanzen, wie *Thymus Serpyllum*, *T. vulgaris* und *Satureja hortensis*, bei denen er die überwiegende Fruchtbarkeit der weiblichen Pflanzen (bei *Th mus Serpyllum* relatives Samengewicht der weiblichen Pflanzen zu dem der zwittrigen wie 100 : 45, bei *T. vulgaris* wie 100 : 58, bei *Satureja hortensis* wie 100 : 43) und die Überlieferung von beiderlei Formen durch den Samen der einzelnen Form feststellte. Hieran schlossen sich einige Beobachtungen über die Gynodiöcie von *Echium vulgare*, *Scabiosa arvensis*, *Plantago lanceolata*, sowie einigen Kompositen (*Cnicus*, *Serratula*), deren Geschlechtsvariation schon von anderen Beobachtern, wie H. Müller und Delpino beschrieben war. Darwin hebt ferner als charakteristisch für die weibliche Form der gynodiöcischen Pflanzen die Verkleinerung ihrer Blumenkronen hervor, die nach seiner Ansicht in Beziehung zu der Reduktion der Staubgefäfse steht. Den Anteil der natürlichen Zuchtwahl, den Müller für diesen Fall angenommen hatte, lässt Darwin zweifelhaft.

Diese Spärlichkeit der Andeutungen über die Geschlechterverteilung der Pflanzen legt den Gedanken nahe, dass Darwin wohl absichtlich die zahlreichen, in systematischen Werken über Sexualverhältnisse der Pflanzen vorhandenen Angaben unbenutzt gelassen hat, weil dieselben auf die in biologischer Hinsicht wesentlichen Momente, wie Funktionslosigkeit des Pollens oder der Narbe in einer anscheinend sonst normalen Zwitterblüte, Fruchtbarkeit der verschiedenen Sexualverbindungen u. dgl. keine Rücksicht zu nehmen pflegten. Erst nach Darwin angestellte, spätere Forschungen haben auf diesem Gebiete mehr Licht verbreitet, das jedoch noch keineswegs hinreichend ist, um das Verhältnis der verschiedenen sexuellen Variationen zu einander oder auch z. B. zu der Heterostylie endgiltig bestimmen zu können. Von historischem Standpunkt ist daher zu betonen, dass auch dieses Teilgebiet der Blütenbiologie sich wesentlich erst infolge der von Darwin gegebenen Anregungen entwickelt hat.

Das Schlusskapitel des Werkes über die verschiedenen Blütenformen ist den kleistogamen Pflanzen gewidmet, über die bereits an früherer Stelle (s. p. 101 ff. u. 114) einige historische Notizen gegeben wurden. Hier kommen nur die ergänzenden und zusammenfassenden Bemerkungen Darwin's über diese Pflanzengruppe in Betracht. Es werden zunächst folgende 55 Gattungen mit kleistogamen Arten aufgezählt: *Eritrichium*, *Cuscuta*, *Scrophularia*,

*Linaria, Vandellia, Cryphiacanthus, Eranthemum, Daedalacanthus, Dipteracanthus, Aechmanthera, Ruellia, Lamium, Salvia, Oxybaphus, Nyctaginia, Stapelia, Specularia, Campanula, Hottonia, Anandria, Heterocarpaea, Helianthemum, Viola, Lechea, Pavonia, Gaudichaudia, Aspicarpa, Camarea, Polygala, Janusia Impatiens, Oxalis, Ononis, Parochaetus, Chapmannia, Stylosanthes, Lespedeza, Vicia, Lathyrus, Martinsia vel Neurocarpum, Amphicarpaea, Glycine, Galactia, Voandzeia, Drosera, Juncus, Leersia, Hordeum, Cryptostachys, Commelina, Monocharia**), *Schomburgkia, Cattleya, Epidendron, Thelymitra.*

Über die Fruchtbarkeit der chasmogamen (offenblütigen) und kleistogamen (geschlossenblütigen) Form giebt folgende nach den Angaben Darwin's zusammengestellte Tabelle Auskunft.

Tabelle Q. Vergleich der Fruchtbarkeit bei der chasmogamen und kleistogamen Blütenform.

	Mittlere Zahl von Samenkörnern auf die Kapsel bei der chasmogamen Form	kleistogamen Form
Viola canina	9,85	9,64
Oxalis Acetosella	9,2 (7,9)**)	10,0
Vandellia nummularifolia .	93 (62)	64,2
Ononis minutissima . . .	3,66 (2,38)	4,1
Impatiens noli me tangere .	1,6 (3,45)	—

Darwin schliefst aus seinen Beobachtungen, dass die kleistogamen Blüten ungefähr ebensoviel oder einen geringeren Samenertrag ergeben als die chasmogamen. Die von manchen Forschern, wie z. B. von Mohl angenommene Sterilität der letzteren gilt keineswegs als allgemeine Regel, da z. B. die als steril geltenden Arten von *Viola* bei Insektenbesuch oder bei künstlicher Bestäubung normalen Samenertrag lieferten und nur bei ausbleibendem Insektenbesuch steril blieben. Als einzige Ausnahme wird nur *Voandzeia* genannt, bei der aber der schädigende Einfluss der Kultur auf die Reproduktionsorgane zu berücksichtigen ist. Für

*) Nach Graf Solms-Laubach (Über das Vorkommen kleistogamer Pflanzen in der Familie der Pontederiaceen. Bot. Zeit. 1883, p. 301) ist die betreffende Pflanze (*Monocharia vaginalis* Kirk) unrichtig bestimmt und gehört vielmehr zu *Heteranthera Kotschyana* Fzl.; auch andere Arten dieser Gattung (wie *H. reniformis, spicata, callaefolia* und *H. Potamogeton*) haben kleistogame Blüten.

**) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf selbstbefruchtete Blüten.

Leersia oryzoides, deren seitliche, in den Blattscheiden versteckte Rispen nach Duval-Jouve (s. p. 114) kleistogame Blüten tragen, während die Hauptrispe nur taube Ährchen enthält, wies Ascherson (Bot. Zeit. 1864 p. 350, 351) nach, dass die Hauptrispe unter Umständen (so an Exemplaren von Lieberose in der Mark Brandenburg) auch reichlich fertil sein kann. Darwin kultivierte mehrere Exemplare dieses Grases, die an den hervortretenden Rispen geschlossenbleibende Blüten mit normalen Staubgefäfsen und völlig entwickeltem Pistill trugen; die daraus sich entwickelnden Kapseln enthielten eine Menge schöner Samenkörner. Auch den von Batalin (Bot. Zeit. 1871, p. 388—92) bei Petersburg nur mit kleistogamen, triandrischen Blüten beobachteten *Juncus bufonius* fand Ascherson (Bot. Zeit. 1871, p. 551—56) bei Halle mit völlig geöffneten, sechsmännigen Blüten, die sich normal bestäuben und seitenständig sind, während die kleistogamen terminal stehen; aufserdem traten halbgeöffnete, sechsmännige Blüten auf, bei denen die Bestäubung vor der Blütenöffnung erfolgt war. Der letztgenannte Forscher fand auch bei einer kleistogamen *Salvia*-Art (*S. cleistogama* de Bary et Paul) aus Südafrika nach weiterer Untersuchung (Bot. Zeit. 1872, p. 293 bis 294) die chasmogame Blütenform auf. Diese Beobachtungen zeigen, dass der Schluss vom Fehlen der chasmogamen Form unter bestimmten Umständen oder an einzelnen Orten auf das Nichtvorhandensein derselben überhaupt nicht gerechtfertigt ist. Darwin beobachtete Ähnliches an kultivierten Exemplaren z. B. von *Viola nana* und *Roxburghiana*, die im Treibhause nur kleistogame Blüten erzeugten, aber in ihrer Heimat auch offenblütig sind. Auch Exemplare von *Vandellia nummularifolia* aus Indien blühten während eines ganzen Jahres nur kleistogam; in anderen Jahren erschienen dagegen vollkommene Blüten vor oder gleichzeitig mit den kleistogamen, die übrigens in diesem Fall weniger Samenkörner erzeugten als die kreuzbefruchteten, vollkommenen Blüten. Desgleichen blühte *Ononis columnae* während des Jahres 1867 nur kleistogam, im folgenden Jahre aber in beiden Formen. Bei manchen kleistogamen Pflanzen (wie z. B. *Ononis parviflora* nach Bentham) erscheinen die geschlossenen Blüten vor den offenen, also in umgekehrter Reihenfolge wie bei den einheimischen Arten von *Viola* und *Oxalis*, bei denen die Frühjahrsblüten chasmogam zu sein pflegen. Eine bemerkenswerte Thatsache, die zugleich Licht auf die erst sekundär eintretende Entwickelung der kleisto-

gamen Blütenform wirft, fand Darwin bei der trimorphen *Oxalis sensitiva*, die ihren verschiedenen Blütencharakter auch auf die kleistogamen Blüten vererbt, so dass auch von diesen dreierlei Formen — lang-, mittel- und kurzgrifflige — entsprechend den drei Arten von verschiedenen Individuen produziert werden; es wird in diesem Fall also z. B. die Anlage für Langgriffligkeit durch den Eintritt von Kleistogamie nicht unterdrückt.

Die Entstehung von kleistogamen Blüten führt Darwin auf Entwickelungshemmung der chasmogamen Form zurück, da nicht nur Übergänge zwischen beiden (z. B. bei *Lathyrus Nissolia*, *Drosera anglica*) auftreten und der Grad der Kleistogamie somit ein verschiedener sein kann, sondern auch mit der Reduktion der Krone der Verlust anderweitiger, mit der normalen Bestäubung in Verbindung stehender Teile wie z. B. der Sammelhaare an der Narbe von *Specularia*, der nektarabsondernden Anhänge an den unteren Staubfäden von *Viola* u. a. eintritt. Andrerseits entwickeln sich mit dem Eintritt von Kleistogamie auch der Selbstbefruchtung dienende Einrichtungen wie z. B. trommelartig (bei *Specularia*) oder sackartig (bei *Heteranthera*) geschlossene Hüllen der Blüten, auffallend stark verdünnte Pollenzellhäute, das Auswachsen der Pollenschläuche innerhalb der geschlossenen Pollenfächer, eine sehr geringe Zahl von Pollenzellen, wodurch Ersparnis an stickstoffhaltigem Material ermöglicht wird u. a. Eine weitere biologische Eigentümlichkeit vieler kleistogamer Pflanzen wie *Viola*, *Oxalis*, *Vandellia*, *Linaria*, *Commelina*, *Vicia*, *Amphicarpaea* und *Voandzeia* besteht in der Fähigkeit der Blütenstiele, die jungen Ovarien in die Erde einzugraben, wodurch den Samen ein besserer Schutz gewährt, aber auch ihre Weiterverbreitung beeinträchtigt wird. Die Ansicht, dass Kleistogamie dadurch hervorgerufen worden sei, dass die vollkommenen Blüten einer Pflanzenart nur selten von Insekten befruchtet seien, betrachtet Darwin als durchaus zweifelhaft, da ja auch mehrere durch den Wind befruchtete, kleistogame Arten bekannt sind und kein Grund ersichtlich ist, weshalb bei diesen die vollkommenen Blüten seltener als die anderer Anemophilen befruchtet werden sollten. Auffallend erscheint ferner die grofse Zahl von Gattungen mit unregelmäfsigen Blüten unter den kleistogamen Pflanzen (etwa 32 Gattungen unter 55), während umgekehrt die heterostylen Pflanzen fast immer regelmäfsige Blüten (unter 38 Gattungen nur ein einziger Ausnahmefall) besitzen. Über den Unterschied zwischen den Nachkommen

aus kleistogamen und chasmogamen Blüten hat Darwin nur wenige Versuche (bei *Ononis minutissima* und *Vandellia*) mit dem Ergebnis angestellt, dass die aus Samenkörnern der vollkommenen Blüten gezogenen Pflanzen in verhältnismäfsig nur geringem Grade die kleistogam erzeugten Abkömmlinge an Wuchshöhe übertreffen.

Die Abhängigkeit der kleistogamen Blütenbildung von äufseren Faktoren zeigt sich zunächst darin, dass Pflanzen südlicheren Ursprungs an Orten mit kälterem Klima bisweilen ihre Kronen nicht öffnen und doch Frucht aussetzen. Auch befruchten sich manche einheimischen Pflanzen (wie z. B. nach Bennett *Veronica Buxbaumii*, *polita* u. a.), die während des Winters blühen, innerhalb der geschlossenen Blüte. Nach Beobachtungen von Bouché soll ferner z. B. bei *Vinca rosea* die Gröfse der Blumenkrone mit der Verminderung der Tageslänge abnehmen; nach demselben Beobachter bringen *Pavonia hastata* und *praemorsa*, die Ende Mai ihre Blütezeit beginnen, von da ab bis gegen den Herbst nur klandestine Blüten hervor, um dann erst Blüten von zunehmender Gröfse bei abnehmender Tageslänge zu entwickeln (vergl. Bot. Zeit. 1875, p. 122). Hier macht sich also eine deutliche, aber in verschiedenem Sinne erfolgende Wirkung von Wärme und Licht bemerklich. Darwin führt dazu als weiteren Beleg auch die Thatsache an, dass manche Pflanzen ihre kleistogamen Blüten zeitig im Jahre und andere spät entwickeln; seine Anschauung über die Entstehung der Kleistogamie fasst er in folgenden Worten zusammen: „Wir wissen nicht, ob eine zu niedrige oder zu hohe Temperatur oder die Lichtmenge in einer direkten Art und Weise auf die Gröfse der Korolle einwirkt oder indirekt dadurch, dass die männlichen Organe zuerst afficiert werden. Wie sich dies auch verhalten mag: wenn eine Pflanze verhindert wird, entweder zeitig oder spät im Jahre ihre Korolle voll zu entfalten, dieselbe dabei in der Gröfse reduciert wird, aber kein Verlust der Fähigkeit von Selbstbefruchtung damit eintritt, dann kann natürliche Zuchtwahl wohl die Arbeit vollenden und die Pflanze streng kleistogam machen. Es ist auch wahrscheinlich, dass die verschiedenen Organe durch die eigentümlichen Bedingungen, denen sie innerhalb einer völlig geschlossenen Blüte unterworfen sind, modificiert werden, ebenso durch das Princip des korrelativen Wachstums und durch die allen reducierten Organen eigene Neigung, endlich zu verschwinden. Das Resultat wird die Produktion kleistogamer Blüten, so wie wir dieselben jetzt sehen, sein, und diese sind

wunderbar dem angepasst, eine reichliche Menge von Samen mit einem wunderbar geringen Aufwande für die Pflanze zu ergeben."

Die hohe Bedeutung der im vorliegenden Kapitel besprochenen Werke Darwin's des Näheren auseinanderzusetzen, erscheint kaum notwendig. Dieselben bilden das Schlussglied in der Kette der zahlreichen und ausgedehnten Untersuchungen, durch die Darwin das bis dahin vielfach im Dunkeln liegende Gebiet der phanerogamen Sexual- und Bestäubungseinrichtungen aufhellte. Seine Forschungen standen naturgemäfs in engstem Zusammenhang mit den Schlussfolgerungen und Hypothesen, die er in einer anderen Reihe von Werken, wie dem über die Entstehung der Arten (1859), über das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation (1868) u. a. niederlegte, und deren Gesamtergebnis als Darwinsche Theorie bezeichnet zu werden pflegt. Inhalt und Tragweite letzterer ist hier als bekannt vorauszusetzen. Aus dieser Theorie hat dann Herm. Müller*) für das Gebiet der Blütenbiologie eine auf induktiver Basis ruhende Erklärung über die Entstehung sämtlicher Blüteneinrichtungen im Zusammenhange mit der Körperausrüstung und den Lebensgewohnheiten der Blumenbestäuber — seine sog. Blumentheorie — abgeleitet, deren Grundzüge bereits an früherer Stelle (s. p. 165—176) angedeutet worden sind. Darwin selbst stand diesen theoretisch-spekulativen Erklärungsversuchen im Ganzen skeptisch gegenüber und hat mehrere der von Müller aufgestellten Ansichten, z. B. über die Entstehung der Heterostylie, der Gynodiöcie u. a. direkt bezweifelt, obwohl er dem Beobach-

*) Aufser in den Werken über Befruchtung der Blumen (1873) und über Alpenblumen (1881) hat H. Müller seine Blumentheorie in den Aufsätzen: „Ueber den Ursprung der Blumen" (Kosmos I, 1877), „Geschichtliche Entwickelung der Gattung Gentiana" (Kosmos I, 1877), „Das Variieren der Gröfse gefärbter Blütenhüllen und seine Wirkung auf die Naturzüchtung der Blumen" (Kosmos II, 1877), „Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter" (Kosmos III, 1878), „Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten" (Encyklopädie der Naturwissenschaften Bd. V, 1879), „Die Bedeutung der Alpenblumen für die Blumentheorie" (Kosmos VII. 1880), „Über die Entwickelung der Blumenfarben" (Kosmos VII, 1880), „Die Entwickelung der Blumenthätigkeit der Insekten" (Kosmos IX, 1882) u. a. nach den verschiedensten Seiten hin entwickelt und auch gegen einzelne Angriffe, wie den Gaston Bonnier's, erfolgreich verteidigt. (Vergl. G. Bonnier. Les nectaires in Ann. des sc. natur. Bot. Vol. VIII, 1879 und: H. Müller. G. Bonnier's angebliche Widerlegung der modernen Blumentheorie. Kosmos VII, 1880).

tungsgeschick und der geistreichen Auffassung des genialen, deutschen Blütenbiologen volle Anerkennung zollte.

Auf lange Zeit hinaus hat Charles Darwin der blütenbiologischen Forschung die Bahn vorgezeichnet und gleichzeitig ein umfangreiches Beobachtungsmaterial der Nachwelt überliefert, das zwar noch ergänzt, umgestaltet und im Einzelnen wohl auch berichtigt werden kann, aber der Hauptsache nach als ein unveränderlicher Erkenntnis- und Wissensbestand allen künftigen blütenbiologischen Untersuchungen zum Ausgangspunkt und Fundament dienen wird. Als er am 18. April 1882 die müdegewordenen Forscheraugen schloss, konnte er es in der vollen Gewissheit thun, dass seine Werke immer neue Scharen von Nachfolgern zu weiteren Forschungen anregen und befähigen würden.

Kapitel VI.

Ergänzende Forschungen von Hermann und Fritz Müller, Delpino und Hildebrand bis zum Jahre 1882.

Mit dem Tode Darwin's fand eine Periode der Blütenbiologie ihren Abschluss, in der mehrere geniale, durch ein gemeinsames Ziel unter sich verbundene Forscher ein früher wenig angebautes Feld erschliessen und es allmählich zu einem der fruchtbringendsten Gebiete wissenschaftlicher Erkenntnisarbeit erheben. Ihre Untersuchungen greifen dabei, wie in verschiedenen vorausgehenden Abschnitten gezeigt wurde, vielfach wie Ringe einer Kette ineinander, so dass eine historische Darstellung von der Aufeinanderfolge der Arbeiten zugleich auch eine Vorstellung von der Entwickelung ihrer leitenden Ideen giebt. Aufser Darwin sahen wir vorzugsweise Hermann und Fritz Müller, Hildebrand und Delpino als die thätigsten Glieder jener Forschergruppe hervortreten. Es würde jedoch ein zu unvollständiges Bild der in Rede stehenden Periode geben, wenn hier nicht der besonderen Verdienste und der Eigenrichtung jedes einzelnen Forschers aus dem genannten Kreise wenigstens andeutungsweise gedacht werden sollte. In erster Linie steht Hermann Müller, der leider zu früh der Wissenschaft am 25. August 1883 entrissen wurde*), während die übrigen genannten Männer bis zur Gegenwart rüstig an dem Ausbau der Blütenbiologie fortarbeiten konnten. H. Müller's klassisches Werk über die Befruchtung der Blumen (1873), seine blumenstatistische Methode und seine Blumentheorie wurden bereits erwähnt; seine Thätigkeit umfasste aber nicht blofs die botanische,

*) Ein anschauliches Lebensbild dieses rastlos thätigen Forschers hat E. Krause in der Schrift: „Hermann Müller von Lippstadt. Ein Gedenkblatt.“ Lippstadt 1884, gegeben und darin auch ein vollständiges-Verzeichnis der Werke und Abhandlungen Müller's zusammengestellt.

sondern auch die zoologische Seite der Blütenbiologie, und ebenso eifrig wie die Baueigentümlichkeiten der Blumen studierte er die Körperausrüstungen und Lebensgewohnheiten der Insekten, die er in einer Reihe von Aufsätzen („Über die Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verhandl. d. naturhist. Vereins für die preuss. Rheinlande, 1872, „Die Bedeutung der Honigbiene für unsere Blumen", Eichstädter Bienenzeitung 1875—77, „Wie hat die Honigbiene ihre geistige Befähigung erlangt?" Bienenzeitung 1875, 1876, „Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter", Kosmos III. 1878, „Bombus mastrucatus, ein Dysteleolog unter den alpinen Blumenbesuchern", Kosmos V. 1879, „In Blumen gefangene Falter — Fleischfressende Honigbienen", Kosmos VI. 1879, „Ein Käfer mit Schmetterlingsrüssel", Kosmos VI. 1880 und X. 1882, „Die Entwickelung der Blumenthätigkeit der Insekten", Kosmos IX. 1882, „Die Stellung der Honigbiene in der Blumenwelt", Bienenzeit. 1882, „Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene", Kosmos XII. 1883, „Ein Beitrag zur Lebensgeschichte von Dasypoda hirtipes", Verh. d. naturhist. Ver. f. die preuss. Rheinlande, 41. Jahrg. 1884) nach den verschiedensten Seiten schilderte. Es schwebte ihm dabei das Ziel vor, für jede einzelne einheimische Insektenart und Insektengruppe die Besonderheiten derselben hinsichtlich der Ausrüstung für das Blumenleben mit der gleichen Genauigkeit zu ermitteln, wie er dies für die einzelnen Pflanzenarten der heimischen Flora in Bezug auf die Anpassungen an den Insektenbesuch durchgeführt hatte; er zeigte im Einzelnen, wie die Art der von den Insekten getroffenen Blumenauswahl nicht nur von dem Bau und der Länge ihres Saugorgans abhängt, sondern auch durch andere Faktoren wie z. B. Unterschiede des Geschlechts, verschiedenes Nahrungsbedürfnis der Larven, sociale, solitäre oder parasitische Lebensweise u. a. bestimmt wird, deren Zusammenhang mit der Blütenbestäubung zu ermitteln eine sehr wesentliche Aufgabe der Blumenstatistik bildet. Eine zweite Reihe der von H. Müller unternommenen Forschungen betrifft die Frage, wie sich die Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten in ungleichen Gebieten — so z. B. im norddeutschen Tieflande im Vergleich zu den Alpen — thatsächlich ändern, — eine Frage, die auch von Delpino (s. weiter unten) im Hinblick auf die arktische Flora und Insektenfauna angeregt worden war. Müller hatte auf einer Reihe von Alpenreisen, die er seit 1874 regelmäfsig unternahm, den alpinen Blumen und Insekten ein sehr

eingehendes Studium zugewandt und brachte die Ergebnisse seiner Forschungen in einer längeren Reihe von Aufsätzen („Alpine Orchids adapted to Cross-fertilisation by Insects", Nature 1874, „Über die Farbenpracht und Gröfse der Alpenblumen", Kosmos 1877, „Alpine Flowers", Nature 1878, „Die Befruchtung von Erica carnea", Kosmos 1879, „Fertilisation of Erica carnea", Nature 1879, „Die Variabilität der Alpenblumen", Kosmos 1880, „Die Falterblumen des Alpenfrühlings und ihre Liebesboten", Kosmos 1880, „The Fertilisation of Alpine Flowers", Nature 1880, „Saxifraga umbrosa adorned with Brilliant Colours by the Selection of Syrphidae", Nature 1880 u. a.) zur Kenntnis weiterer, nicht blofs fachmännischer Kreise — eine Aufgabe, zu der er sich durch seinen Lehrerberuf besonders hingezogen fühlte. Eine rein wissenschaftliche Zusammenfassung dieser Studien bildet sein Buch über Alpenblumen (1881), das nebst dem Werke*) über Befruchtung der Blumen (1873) und den zu letzterem veröffentlichten Nachträgen (Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen in Verhandl. d. naturh. Ver. der preuss. Rheinlande u. Westfalens XXXV 1878, p. 272--329, XXXVI 1879, p. 198—268, XXXIX 1882, p. 1—104) die Hauptquelle der neueren Blütenbiologie darstellt. Abgesehen von dem Reichtum der darin enthaltenen Einzelbeobachtungen beruht der Wert des Werks vorzugsweise in der genialen Auffassung, mit der es die Blumeneinrichtungen zu der Körperausrüstung und den Lebensgewohnheiten der Blumenbesucher in Beziehung setzt und die biologische Wirkungsweise dieser Wechselbeziehungen aus der Theorie Darwin's heraus erklärt. Am deutlichsten tritt die Auffassungsweise Müller's in einer kleineren Arbeit: Über die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten (in dem Handbuch der Botanik von A. Schenk, Breslau 1879 ff.) hervor. Hiernach giebt es abgegrenzte Klassen oder Typen von Blumeneinrichtungen im Sinne von Delpino (s. ob. p. 181 ff.) eigentlich nicht; dieselben sind vielmehr nach Müller durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden und durch allmähliche mehr oder weniger einseitige Anpassung an bestimmte Besucherkategorien aus gewissen ein-

*) Die von D'Arcy W. Thompson besorgte, englische Ausgabe des Müller'schen ersten Hauptwerks (The Fertilisation of Flowers, London 1883) besitzt vor der älteren deutschen bedeutende Vorzüge, da sie nicht nur viel vollständigere Litteraturangaben, sondern auch zahlreiche sachliche Nachträge aus der Hand Müller's, sowie des Herausgebers enthält.

facheren Grundformen hervorgegangen. Die Blumenkategorien Müller's sind also Anpassungsstufen im phylogenetischen Sinne und können nicht ohne weiteres mit den Blumentypen Delpino's verglichen werden; gegen die Abgrenzung letzterer hat Müller (vgl. das Referat im Bot. Jahresb. 1874, p. 881—96) vielmehr eine ganze Reihe von Einwürfen und Bedenken geltend gemacht. Die von Müller selbst aufgestellte Stufenreihe der Blumeneinrichtungen ist in dem Werke über Befruchtung (1873) nur angedeutet; besonders scheint er während der Niederschrift der Aufsätze „Über den Ursprung der Blumen“ (Kosmos 1877) und „Über die Insekten als unbewusste Blumenzüchter“ (ebenda 1878) seine Ideen im Einzelnen durchgearbeitet und zu einem Ganzen vereinigt zu haben. Wenigstens hat er in der 1879 erschienenen, schon erwähnten Schrift über Wechselbeziehungen die für die Umgrenzung der Anpassungsstufen mafsgebenden Gesichtspunkte vollkommen deutlich entwickelt. Am ausführlichsten ist das Thema in dem Werke über Alpenblumen (p. 474—511) behandelt, wo auch für jede einzelne Pflanzenart die zugehörige Blumenanpassungsstufe (s. p. 20—34) angegeben wird. Da die Einteilung Müller's von den meisten späteren Blütenbiologen adoptiert worden ist, so mag sie an dieser Stelle zur vorläufigen Orientierung ausführlicher*) erläutert werden. Müller unterscheidet unter den einheimischen Blütenformen folgende Hauptanpassungsstufen:

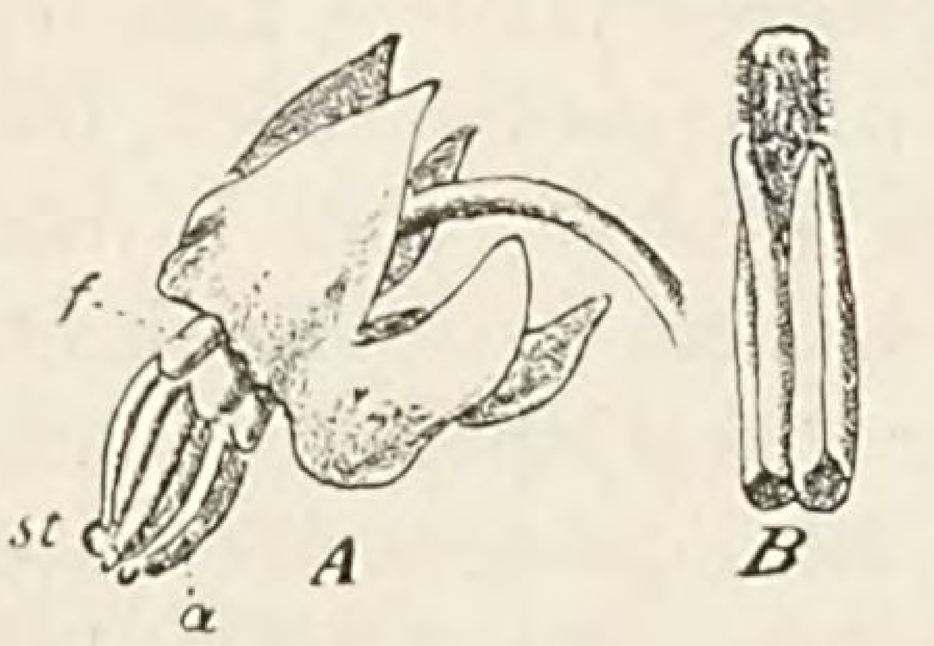


Fig. 31.
Pollenblume von *Solanum nigrum* (nach H. Müller, Weitere Beobachtungen. III.
A. Blüte von der Seite (3,5/1), *st* Narbe, *a* Anthere, *f* Filament. — B. Staubgefäfs von innen (7/1).

A. Blüten ohne Anpassung an Insekten.

1. Windblüten (abgekürzt W). Ohne Honig und ohne farbige Blütenhüllen; mit stäubendem Pollen; sie „stehen auf der tiefsten Schwelle der Blumenwelt“ (Alpenblumen, p. 477) und werden nur gelegentlich ihres Pollens wegen von Insekten besucht, sonst regelmäfsig durch den Wind bestäubt. Aus ihnen sind die Insektenblüten durch Naturzüchtung hervorgegangen.

*) Über die Farbenausprägung und den Insektenbesuch der verschiedenen Blumenkategorien vergl. den ersten und dritten Abschnitt von Kapitel VII des vorliegenden Buches.

Gewisse Pflanzen wie *Luzula lutea* und *albida*, *Plantago media* u. a. stellen Übergangsglieder der Windblüten zu der nächsten Stufe der Pollenblumen dar.

1a. Wasserblüten (bei den Hydrophilae). Die Bestäubung wird durch das Wasser vermittelt (z. B. bei *Vallisneria*).*)

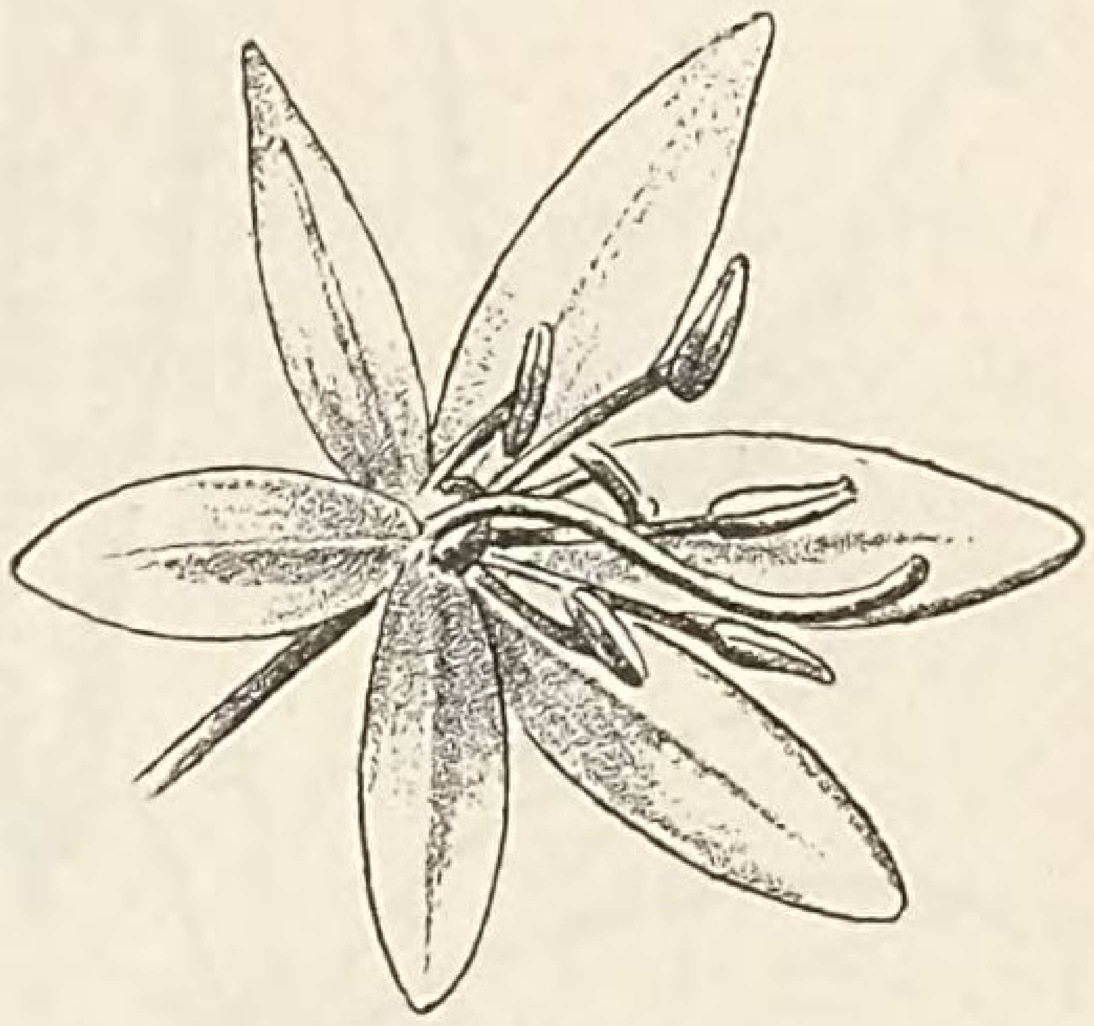


Fig. 32.
Offene Honigblume von *Anthericum Liliago* (nach H. Müller, Weitere Beobachtungen I).
Blüte schräg von vorn (1,3/1).

B. Blumen mit Anpassung an kurzrüsslige Insekten verschiedener Ordnungen.

2. Pollenblumen (abgekürzt Po). „Sehr einfache, offene, regelmäfsige Blumen ohne frei**) abgesonderten Nektar", aber mit gefärbten Blütenhüllen. Der Pollen ist in der Regel klebrig, aber unter Umständen, z. B. bei Arten von *Cyclamen* u. a. auch trocken und glatt. Hierher gehören z. B. *Papaver*, *Helianthemum*, Arten von *Rosa*, *Spiraea*, *Verbascum*, *Solanum nigrum* (s. Fig. 31) u. a.

3. Allgemein zugängliche Honigblumen (abgek. A). „Mit völlig offen liegendem, unmittelbar sichtbarem, frei abgesondertem Honig" wie z. B. bei der Mehrzahl der *Umbelliferen*, bei *Alchemilla*, *Galium*, *Acer*, *Rhamnus*, Arten von *Saxifraga*, *Anthericum Liliago*, (s. Fig. 32), dessen aus drei

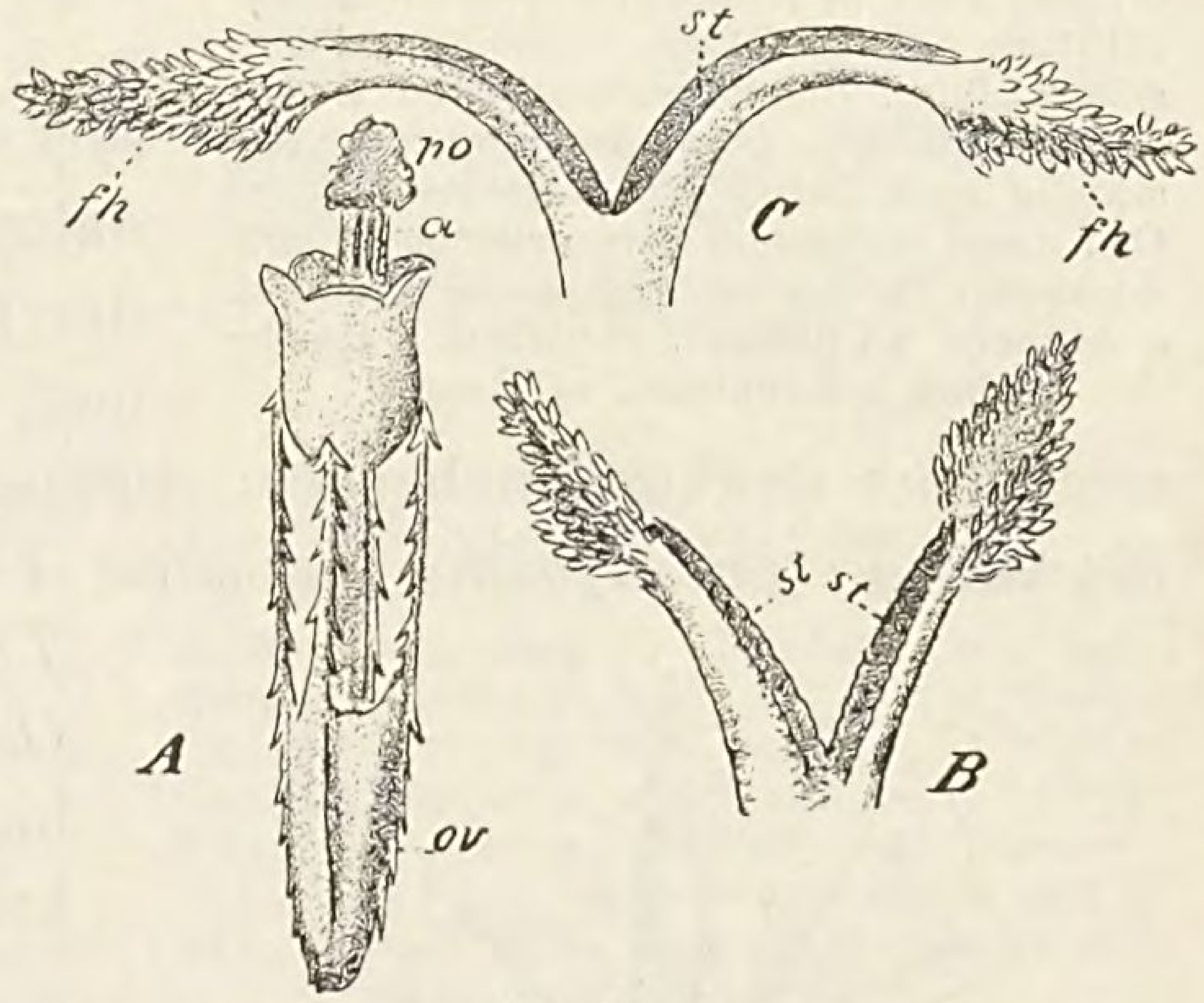


Fig. 33.
Blüteneinrichtung von *Bidens cernua* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. III).
A. Blüte im ersten männlichen Zustande von der Seite (8/1). — B. Griffelende derselben Blüte, aus der Staubbeutelröhre herausgenommen und von Pollen befreit (36/1). — C. Griffel einer älteren Blüte mit stark divergierenden Ästen (36/1). — *st* Narbe, *fh* Fegehaare, *a* Anthere, *po* Pollen, *ov* Ovarium.

*) Als Kriterium derselben lässt sich das Fehlen einer Exine an den Pollenzellen aufstellen.

**) Dieses Kennzeichen ist insofern zu beachten, als der mikrochemische Nachweis von Zucker in den Oberflächenzellen eines Blütengewebes nicht genügt, um die betreffende Blüte als Honigblume zu charakterisieren; der Honig muss vielmehr nach aufsen in sichtbarer Form secerniert werden.

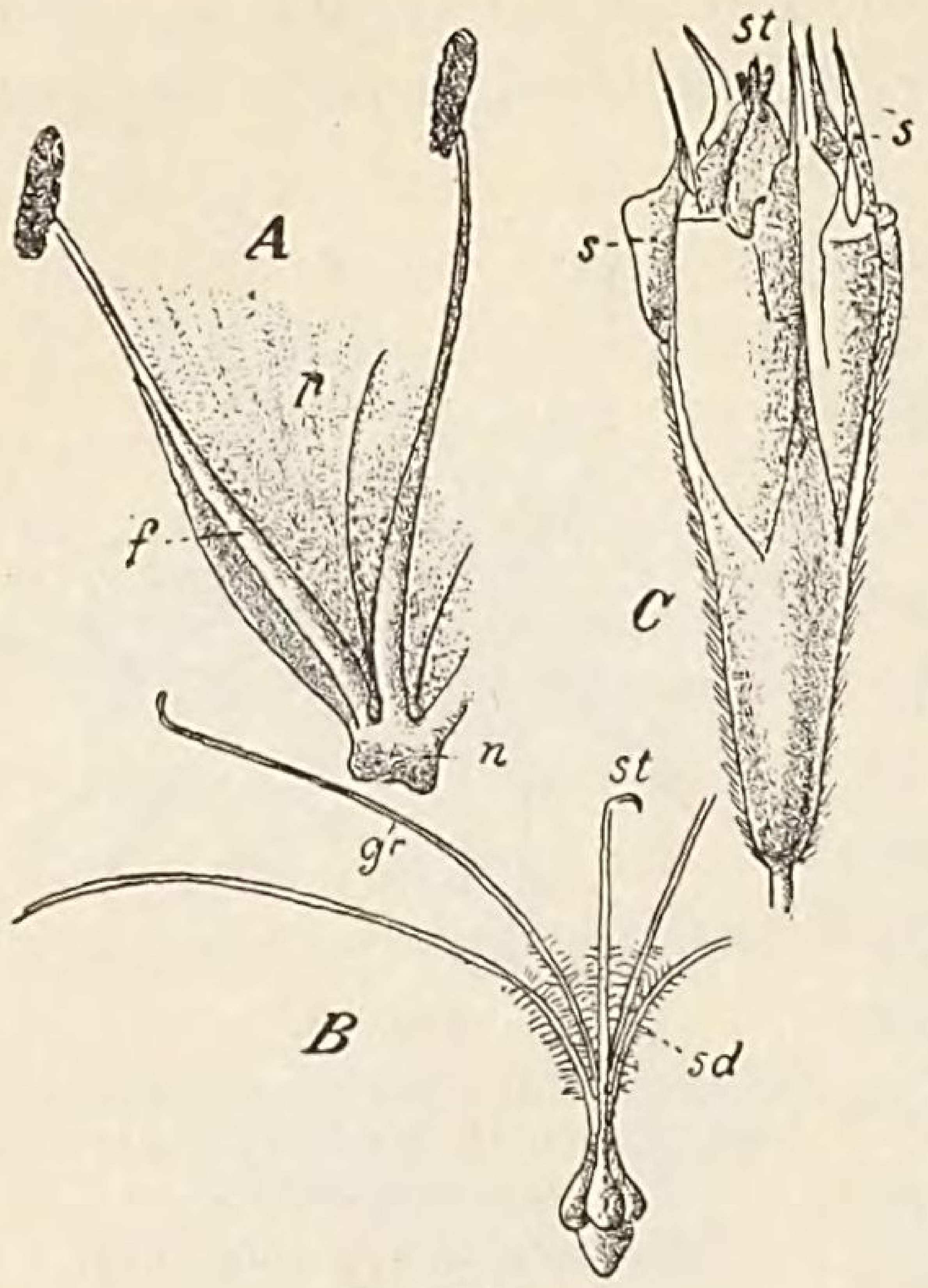


Fig. 34.
Blüteneinrichtung von *Armeria vulgaris* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. III).

A. Ein Stück der Krone nebst Nektarium (*n*) und zwei in voller Entwickelung begriffenen Staubgefäfsen. — B. Stempel derselben Blüte; die narbentragenden Enden der 5 Griffeläste (von denen nur 3 vollständig gezeichnet) sind verschrumpft. — C. Knospe mit schon hervorragenden, entwickelten Narben (protogyn!). — *st* Narbe, *a* Anthere, f Filament, *gr* Griffel, *s* Kelchblatt, *p* Kronblatt, *sd* Haare.

Furchen der Fruchtknotenbasis abgesonderter Honig in völlig offener Lage dargeboten wird u. a.

4. Blumen mit teilweiser Bergung des Honigs (AB). Der Nektar ist „nur unter günstigen Umständen" (z. B. bei warmem Sonnenschein) unmittelbar sichtbar, sonst aber durch die zusammenschliefsenden Blumenblätter u. a. mehr oder weniger verdeckt, wie bei Arten von *Sedum*, *Ranunculus*, *Potentilla*, *Fragaria*, den meisten *Alsineen* und *Kruciferen*, *Salix* u. a.

5. Blumen mit vollständiger Honigbergung (B). Der Honig wird „durch vorspringende Blütenteile, Härchen, Schuppen u. s. w. verdeckt oder in Einsackungen geborgen und bleibt daher den Blicken der Besucher durchaus entzogen", ist aber immer kurzrüssligen Insekten verschiedener Ordnungen bequem zugänglich. Hierher gehören z. B. die Blüten von *Myosotis*, *Veronica*, *Vaccinium*, *Lythrum*, *Mentha*, *Thymus*, *Origanum* u. a.; auch *Orchis latifolia* stellt Müller hierher, obgleich ihr Sporn keinen freien Honig absondert.



Fig. 35.
Ekelblume von *Paris quadrifolia* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. I). Blüte im ersten weiblichen Zustande.

6. Blumengesellschaften (B[1]). Die Art der Honigbergung ist dieselbe wie bei der vorigen Gruppe, die Blüten sind aber zu köpfchenartigen, dichtgedrängten Inflorescenzen vereinigt, wie bei den Kompositen (Fig. 33), Dipsaceen, *Armeria* (Fig. 34) u. a. Die Einrichtung der Einzelblüten ist

dabei vielfach verschieden; man vergleiche z. B. die protandrischen Blüten der Kompositen (z. B. *Bidens*, Fig. 33) mit den protogynen von *Armeria* (Fig. 34 nach Müller).

C. Blumen mit Anpassung an einen bestimmten Besucherkreis.

7. Dipterenblumen (D). Ein durchgreifendes, in der Art der Blumeneinrichtung selbst liegendes Kennzeichen derselben lässt sich im Allgemeinen kaum angeben. Müller (Wechselbez. etc., p. 70) unterscheidet unter ihnen Ekelblumen mit missfarbigen, übelriechenden Blüten wie *Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia* (Fig. 35). Täuschblumen mit „Scheinnektarien", die Flüssigkeitstropfen nachahmen z. B. bei *Ophrys muscifera* (mit zwei schwarz gefärbten Knöpfchen an der Basis der Unterlippe), Kesselfallenblumen mit Einrichtungen zum gleichzeitigen Einschliefsen einer gröfseren Anzahl von Dipteren wie bei *Aristolochia* und *Arum maculatum*), Klemmfallenblumen mit Einrichtungen zum Festhalten einzelner Fliegenindividuen z. B. bei *Pinguicula alpina*, in deren Blüten einzelne Fliegen durch Sperrhaare zurückgehalten werden und verhungern müssen, (vergl. Müller, Alpenbl., p. 353) und endlich Schwebfliegenblumen, die sich „dem ausgeprägten Farbensinn" gewisser kleiner Schwebfliegen angepasst haben, wie z. B. die himmelblauen, in der Mitte mit einem weifsen Ringe gezierten Blüten von *Veronica Chamaedrys*, die zierlichen, schneeweifsen Blüten von *Moehringia muscosa*, die weifsen, rotpunktierten Blumen von *Saxifraga rotundifolia* u. a.

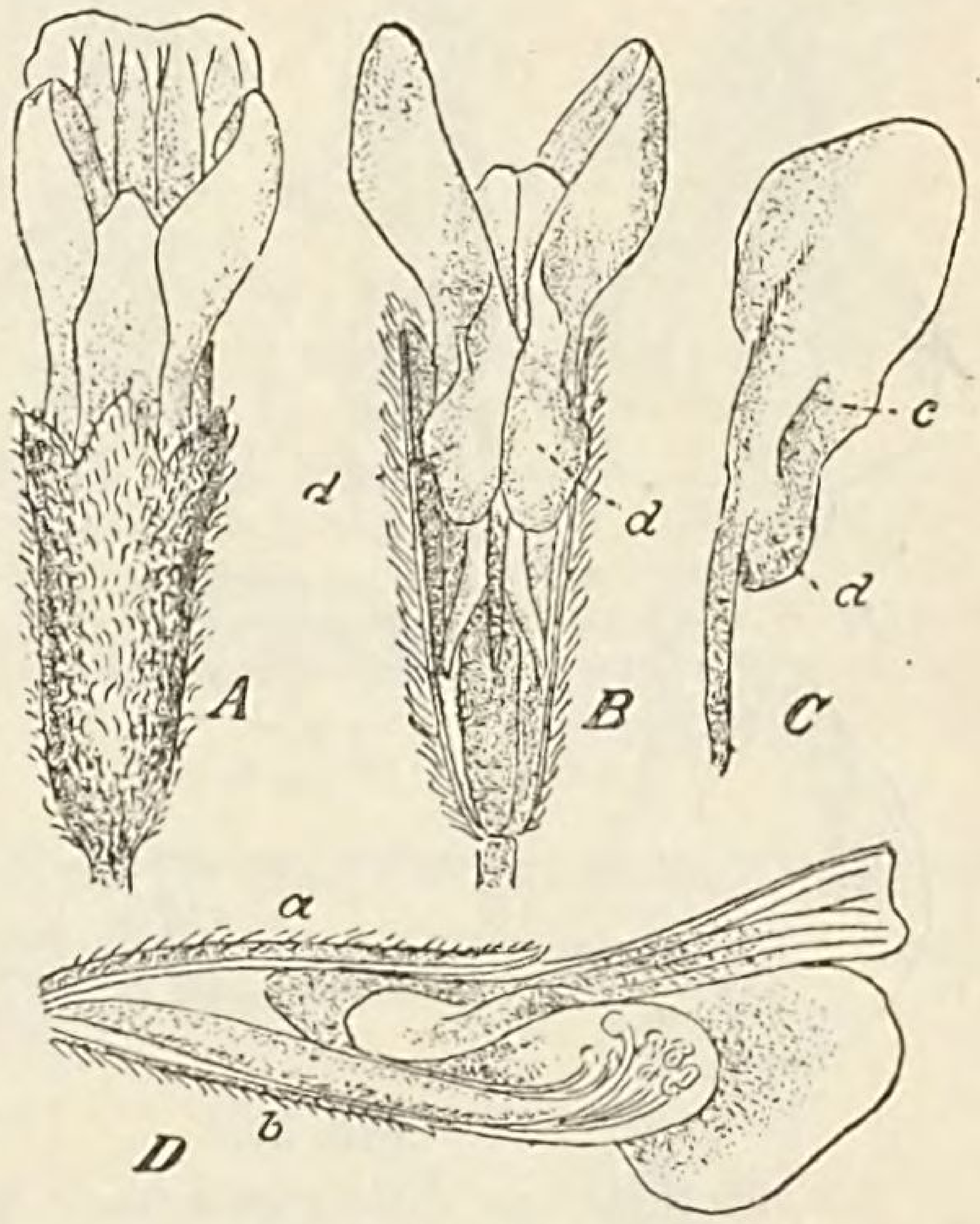


Fig. 36.
Blüte von *Ornithopus perpusillus* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. II). A. Blüte von unten. – B. Blüte nach Entfernung der Fahne und der oberen Hälfte des Kelches von oben gesehen, *d* fingerförmiger Fortsatz des Flügels. — C. Linker Flügel von aussen, *e* Einsackung desselben. — D. Blüte im Längsschnitt, bei *a* und *b* sind die Staubfäden und Blumenblätter mit dem Kelch verwachsen.

8. Wespenblumen (Hw). Blumen mit „bauchig erweitertem Safthalter, reichlichem, leicht zugänglichem Honig und meist trüber, oft bräunlicher Blütenfarbe (vergl. Müller, Wechselbe-

ziehungen u. s. w., p. 65), die vorzugsweise von Vespa-Arten (nicht selten auch von Fliegen, kurzrüssligen Bienen u. a.) besucht werden wie z. B. *Epipactis latifolia, Scrophularia nodosa, Cotoneaster vulgaris, Lonicera alpigena* u. a.

9. Schlupfwespenblumen (Hs). Unscheinbare, geruchlose, an schattige Standorte gebundene Blüten mit völlig offenem Honig (s. Müller, Wechselbeziehungen etc., p. 46—47 u. p. 64), wie die von *Listera ovata*, die regelmäſsig von kleinen Schlupfwespen (auch Käfern u. a.) besucht und gekreuzt werden.

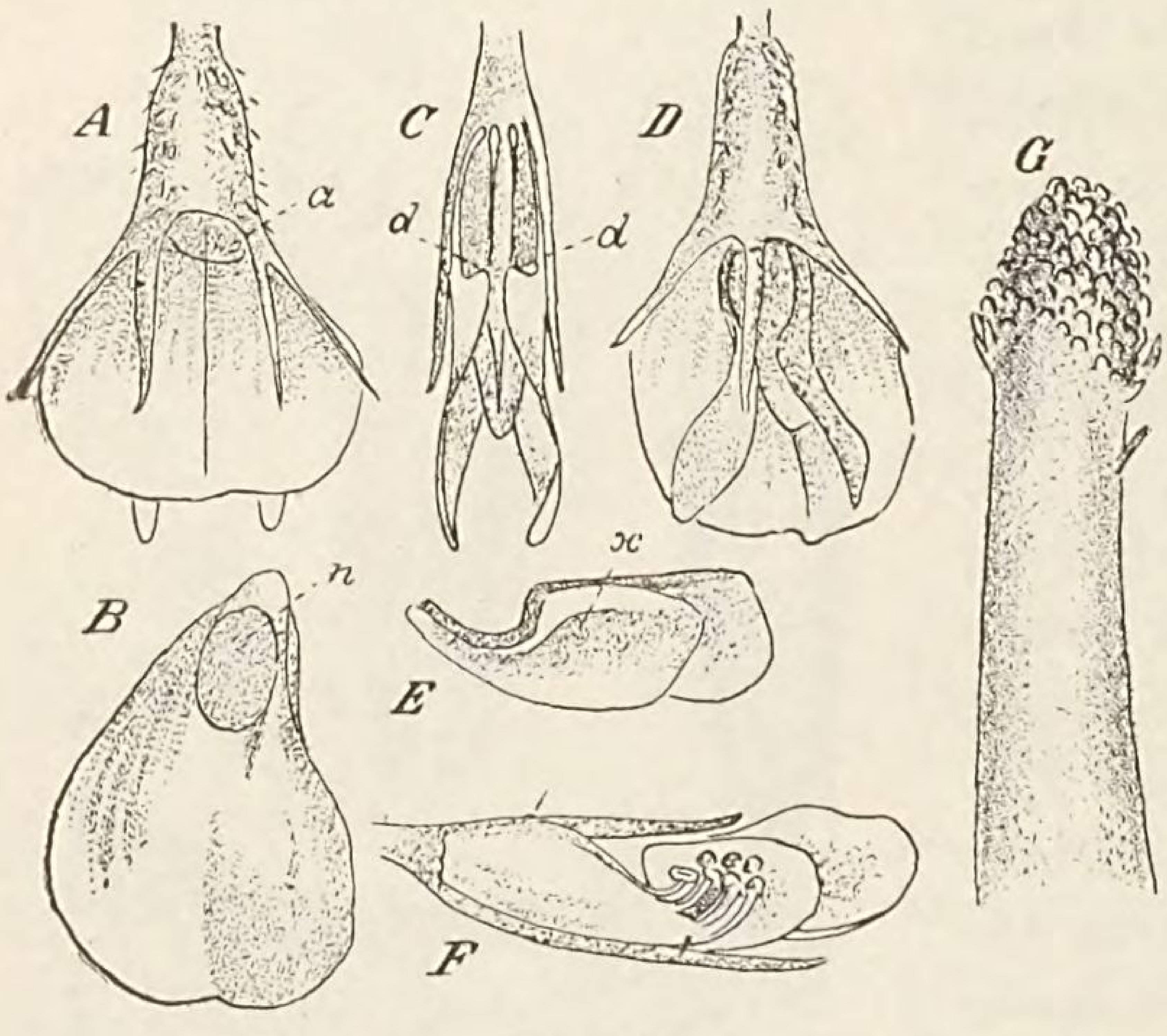


Fig. 37.
Bau der Blüte von *Vicia hirsuta* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. II).

A. Blüte von oben, *a* von aussen sichtbare Grenze des Honigs (7/1). — B. Fahne von unten, *n* Honigtropfen. — C. Blüte nach Entfernung der Fahne und der oberen Hälfte des Kelches von oben gesehen, *d* ein winkliger Vorsprung des Flügels. — D. Blüte von unten. — E. Linker Flügel und linke Hälfte des Schiffchens von der Innenseite; bei *x* die Stelle, wo beide zusammenhängen. — F. Blüte nach Entfernung der Fahne und der rechten Hälfte des Kelches, der Flügel und des Schiffchens, von rechter Seite gesehen. — G. Griffel mit Narbe und Andeutung der Griffelbürste.

10. Kleinkerfblumen (Kl). Sehr winzige Blüten mit reichlichem, offenem Nektar, die von kleinen Insekten verschiedener Ordnung (Schlupfwespen, Dipteren, Käfern u. a.) besucht werden, wie bei *Herminium Monorchis* und wahrscheinlich auch *Chamaeorchis alpina* (Vergl. Müller, Alpenbl., p. 510).

11. Bienenblumen (H). Sie schlieſsen durch die Art ihrer Konstruktion andere Insekten auſser Bienen und Hummeln (bisweilen auch Falter) von der Ausbeutung des Honigs (bisweilen auch des Pollens) aus und bieten die am meisten komplicierten Mechanismen und buntesten Farbennuancen unter den einheimischen Blumen dar. Müller teilt sie in Bienenblumen im engeren Sinne (Hb), zu deren Ausbeutung eine Rüssellänge bis zu 7 mm ausreicht, und in Hummelblumen (Hh), die einen längeren Rüssel erfordern. Beispiele bieten zahlreiche *Papilionaceen* (Fig. 36 und 37), *Borragineen, Labiatifloren* (Fig. 38 u. 39), Arten von *Gentiana,*

Primula, Rhododendron, Campanula u. a. Im Einzelnen ist die Art der Blütenkonstruktion auch hier sehr verschieden, wie z. B. aus der Vergleichung der Einrichtung einer Lippenblume (*Stachys* Fig. 39, *Nepeta* Fig. 38), mit der einer Schmetterlingsblume (*Ornithopus* Fig. 36, *Vicia* Fig. 37) hervorgeht.*)

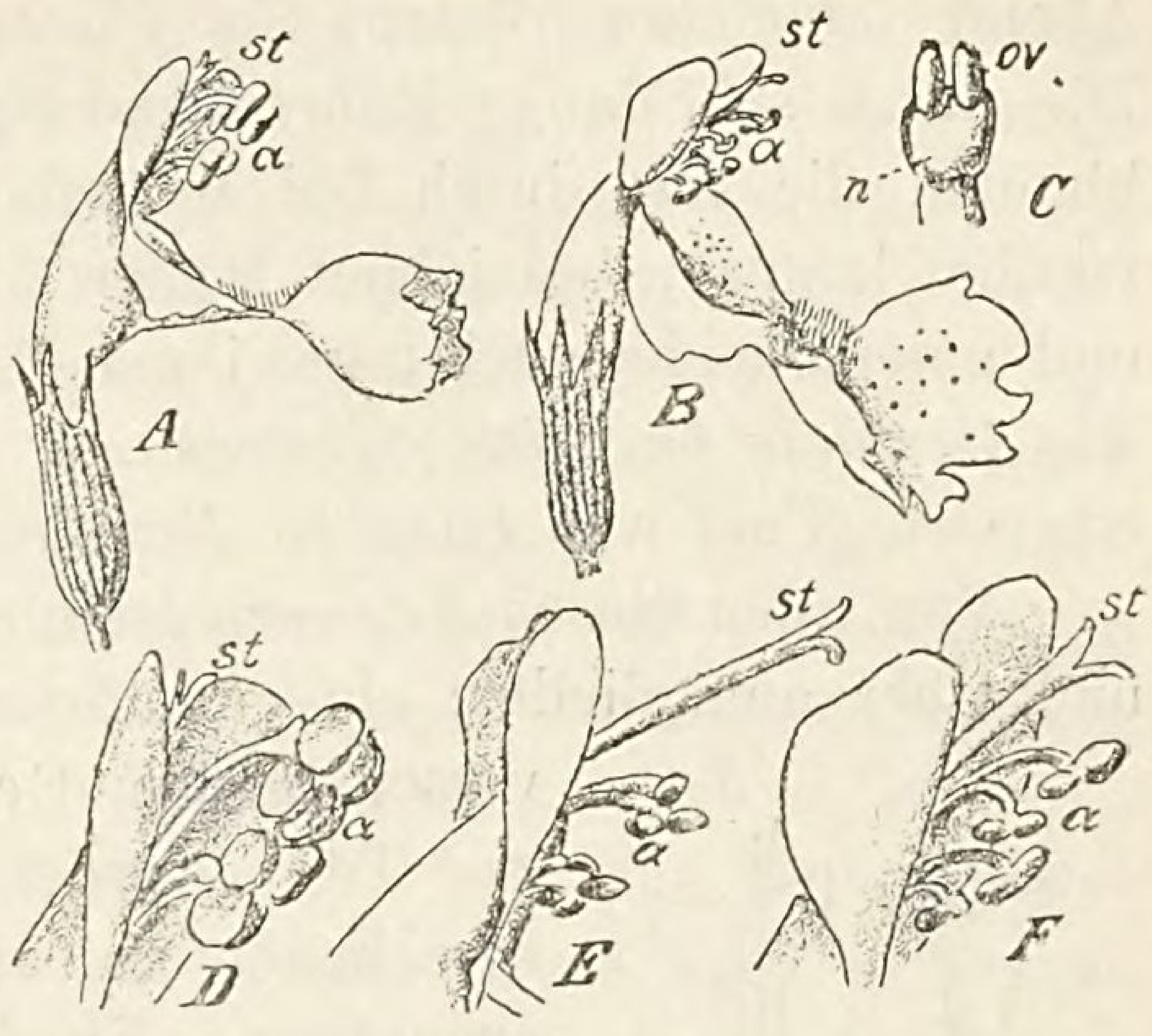


Fig. 38.
Einrichtung der Blüte von *Nepeta nuda* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. III).
A. Jüngere Blüte von der Seite (3/1). — B. Ältere Blüte von rechts vorn gesehen. — C. Nektarium (*n*) und Ovarium (*ov*). — D. Oberlippe und Befruchtungsorgane der jüngeren Blüte in Fig. A. (7/1). — E. Desgl. einer älteren Blüte von der Seite gesehen (7/1). — F. Desgl. der Blüte in Fig. B. (7/1)
st Narbe, *a* Anthere.

12. Falterblumen (F). Sie schliefsen durch sehr dünne, enge und mehr oder weniger tiefe Zugänge zum Honig alle übrigen Insekten, ausgenommen die dünnrüssligen Schmetterlinge, vom Nektargenuss aus und entwickeln in der Regel würzigen Wohlgeruch. Der Farbe und Zeichnung der Blumenblätter nach zerfallen sie in Tagfalterblumen (Ft) mit lebhaft gefärbten, oft zierlich gezeichneten Blüten wie bei *Orchis globosa, O. ustulata, Viola calcarata*, Arten von *Primula, Asperula azurea* (Fig. 40) mit blauer Krone u. a. und Nachtfalterblumen (Fn) mit blassen, sich meist erst gegen

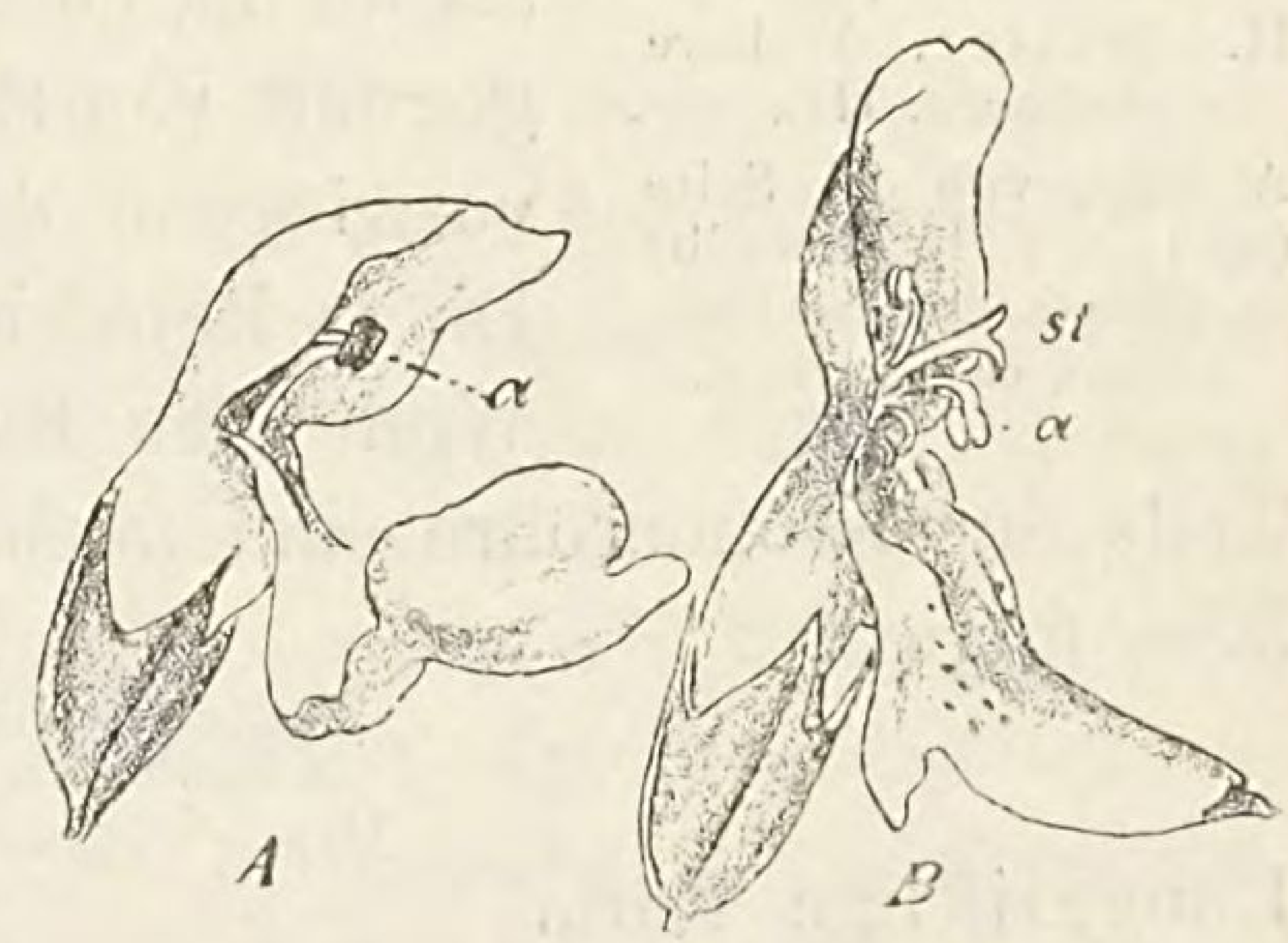


Fig. 39.
Blüte von *Stachys recta* (nach H. Müller Weitere Beobacht. III).
A. Blüte im ersten männlichen Zustande (2,6/1). — B. Blüte im zweiten weiblichen Zustande
a Anthere, *st* Narbe.

*) Auch unter den bienenblütigen *Papilionaceen* (nämlich bei den meisten Arten mit monadelphischen Staubgefäfsen wie *Cytisus, Genista* u. a.) kommt ähnlich wie bei *Orchis*-Arten der Fall vor, dass die Honigsekretion unterdrückt wird. Die Besucher gewinnen dann durch Anbohren von Gewebeteilen Zellsaft oder beschränken sich auf das Einsammeln von Pollen. Müller stellt derartige Blumen gewiss mit Recht zu der Kategorie, zu der sie ihrer übrigen Blüteneinrichtung nach gehören, nämlich zu den Bienenblumen anstatt zu den Pollenblumen.

Abend öffnenden Blüten wie *Platanthera*, *Hesperis tristis*, u. a. Die durch sehr lange Röhren und Sporne ausgezeichneten Falterblumen, die nur durch frei schwebende Sphingiden ausgebeutet werden können, bezeichnet Müller als Schwärmerblumen (Fs) und unterscheidet auch unter ihnen Tagschwärmerblumen (Fts) wie *Gentiana bavarica*, *G. verna*, u. a. und Nachtschwärmerblumen (Fns) wie *Lonicera Periclymenum* u. a.

Von allen diesen Anpassungsstufen finden sich Zwischenformen und Übergangsglieder; ein und dieselbe Pflanzenart sogar kann in verschiedenen Gegenden ihre Blüten den ihr zu Teil werdenden Insektenbesuchen entsprechend zu ungleichen Anpassungsformen ausprägen. Ein Triumph war es für Müller, als er bei *Primula farinosa* (vgl. „Über die Bestäubung der Primula farinosa", Verhandlungen d. Botan. Ver. d. Prov. Brandenburg XX., p. 102—107, 1878) nachweisen konnte, dass entsprechend der Blumentheorie die in den Alpen wachsenden und dort vorzugsweise von Faltern besuchten Exemplare genannter Primelart einen engeren Eingang der Blumenkronenröhre besitzen als die im norddeutschen Tieflande (in der Umgegend von Stettin) vorkommenden Stöcke, die vorwiegend durch Hummeln gekreuzt werden. Die in Betracht kommenden Unterschiede in der Weite des Blumeneingangs und des obersten Teils der Kronenröhre sind nach Müller (s. Alpenblumen p. 364, 365) folgende:

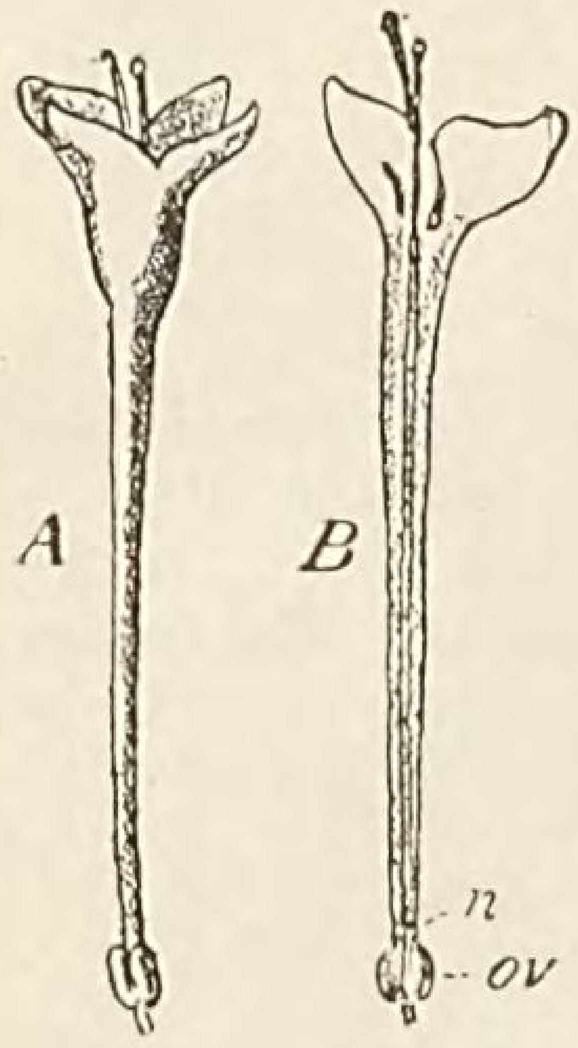


Fig. 40. Falterblume von *Asperula azurea* (nach H. Müller, Weitere Beobacht. III). A. Blüte von der Seite (3,5/1). — B. Dieselbe im Längsschnitt: *n* Nektarium, *ov* Ovarium.

	Weite des Blüteneingangs (in Einheiten von $^1/_7$ mm)			Weite des Blüteneingangs (in Einheiten von $^1/_7$ mm)		
	Min.	Max.	Durchschn.	Min.	Max.	Durchschn.
Langgriffige Form der Alpen . . .	4,5	8	5,7	8	10	9,1
Dieselbe Form des Tieflands . . .	6	10	8,9	10	13,5	11,5
Kurzgriffige Form der Alpen . . .	4,5	8	6	10	11	10,4
Dieselbe Form des Tieflands . . .	7	10	8,35	10	12,5	11,5

Hier haben sich also nach der Ansicht Müller's bei ein- und derselben Art eine alpine, falterblütige Form mit engmündiger

Krone und eine hummelblütige Tieflandsform mit weitem Blumeneingang unter direktem Einfluss der beiderorts vorwiegenden Blumenbestäuber und unter Anpassung an den verschiedenen Rüssel derselben ausgeprägt. Auch zeichnen sich die alpenbewohnenden Exemplare von *Primula farinosa* durch etwas gröfsere und lebhafter gefärbte Kronen vor den tiefländischen aus, während letztere durch breitere Kronenlappen abweichen. In der Alpenflora entdeckte Müller ferner zahlreiche neue Fälle von speziellen Anpassungen der Blumen z. B. an Falter, Hummeln, Schwebfliegen u. a. und fand Übergangsbildungen zwischen Hummel- und Falterblumen z. B. bei der alpinen Varietät von *Viola tricolor*, bei *Rhinanthus Alectorolophus* u. a. auf, die er als Beweis für eine ursprüngliche Einwanderung von hummelblütigen Stammformen und eine erst später in den Alpen durch die Wirkung gesteigerten Falterbesuchs herbeigeführte Umprägung zu falterblütigen Formen betrachtete. Endlich bot ihm sein oft mehrwöchentliches Verweilen auf dem Hochgebirge, wie dem Albulapass, in den Berninahäusern am Eingang des Heuthals im Engadin u. a. Gelegenheit, die Blumenthätigkeit der alpinen Insekten nach denselben Gesichtspunkten in mehreren Tausend von Einzelfällen genau zu beobachten und die Ergebnisse mit den Tieflandsbeobachtungen zu vergleichen.

Eine dritte Gruppe der Arbeiten Müller's richtet sich auf die Variationen des Blütenbaus und der Geschlechterverteilung (vgl. die Aufsätze: „Das Variieren der Grösse gefärbter Blütenhüllen und seine Wirkung auf die Naturzüchtung der Blumen", Kosmos II. 1877, „Verkümmerung aller Staubgefäfse einer Blüte in vier aufeinanderfolgenden Perioden", Kosmos II. 1878, „Alpine Flowers", Nature 1878, mit Angaben über die Sexualverteilung von *Veratrum*, *Dryas*, *Geum* u. a., „New Cases of Dimorphism in Flowers", Nature 1881, „Gradations between Hermaphroditism and Gynodioecism", Nature 1881, „Polymorphism of the Flowerheads of Centaurea Jacea", Nature 1882, „Die Vielgestaltigkeit der Blumenköpfe von Centaurea Jacea", Kosmos 1882, „Variability of Number of Sepals, Petals and Anthers in the Flowers of Myosurus minimus", Nature 1882 u. a.). Schon in seinem ersten Hauptwerk hatte er bei einer Reihe von Pflanzen (z. B. *Viola tricolor*, *Lysimachia vulgaris*, *Euphrasia officinalis*, *Rhinanthus crista galli* u. a.) zwei blütenbiologisch verschiedene Formen: eine augenfälligere, grofsblumige und für Fremdbestäubung eingerichtete

und daneben eine weniger auffallende, kleinblumige und sich selbst befruchtende beobachtet — eine Variation, die später von Errera und Gevaert (1878) als Auto-Allogamie bezeichnet und von der Di-Entomophilie, d. h. dem bei *Primula farinosa*, *Iris-Pseud-Acorus* u. a. vorkommenden Auftreten zweier verschiedenen, für ungleiche Insekten eingerichteten Anpassungsformen unterschieden wurde. In dem eben citierten Aufsatz über das Variieren der Blütengröfse gab Müller nun folgende, genauere Einteilung der hierher gehörigen Fälle (nach dem Bot. Jahresb. 1877, p. 740, 741):

I. Es treten grofsblumige und kleinblumige Stöcke nebeneinander auf. In beiderlei Blüten gestaltet sich die Befruchtungseinrichtung verschieden:

A. Das Angebot von Genussmitteln überwiegt die Nachfrage. Es entstehen:

(1) grofsblumige, für Kreuzung ausgerüstete, und kleinblumige, sich selbst befruchtende Stöcke (*Calamintha alpina* u. a.), die sich zu Subspecies (*Rhinanthus major* oder *minor*) und Species (*Malva silvestris* und *rotundifolia*) ausprägen können.

B. Die Nachfrage nach Genussmitteln überwiegt das Angebot.

1. Kreuzung ist bereits durch Protandrie gesichert, Selbstbefruchtung ausgeschlossen. Es entstehen:

(2) neben grofsblumigen, protandrischen, zwitterblütigen — kleinblumige, rein weibliche Stöcke (*Glechoma*, *Thymus*, *Origanum*, *Prunella*, *Mentha*, *Calamintha*, *Nepeta*, *Salvia pratensis*) oder als lokale Abänderung

(3) neben beiden noch grofsblumige, rein männliche (*Thymus Serpyllum*).

2. Kreuzung bei zeitig eintretendem Insektenbesuch durch Protandrie gesichert, bei ausbleibendem Insektenbesuch Selbstbefruchtung erfolgend. Es entstehen:

(4) neben den grofsblumigen, zwitterblütigen, protandrischen — grofsblumige, männliche und kleinblumige, weibliche Stöcke (*Silene acaulis*, *nutans*) oder bei nachträglicher Steigerung des Insektenbesuchs

(5) verschwinden die Selbstbefruchtung ermöglichenden, zwitterblütigen, protandrischen Stöcke, und es bleiben nur die aus ihnen hervorgegangenen grofsblumigen, männlichen und kleinblumigen weiblichen (*Lychnis vespertina*, *diurna*, *Valeriana*-Arten)

(6) oder auch mehrere Abstufungen beider (*Valeriana dioica*) übrig.

3. Blüten homogam, der Selbstbefruchtung ausgesetzt. Es entstehen:

(7) aus Stöcken mit homogamen Blüten grofsblumige, männliche und grofsblumige, weibliche (*Ribes alpinum*, *Rhus typhina*) oder

(8) neben beiden bleiben Stöcke mit homogamen Zwitterblüten bestehen oder treten durch Rückschlag wieder auf (*Asparagus officinalis*).

Aus (6) und (7) entstehen schliefslich:

(9) grofsblumige männliche und kleinblumige, weibliche Stöcke, in deren eingeschlechtigen Blüten jede Spur des andern Geschlechts verschwunden ist (*Bryonia dioica*).

In den kleinblumigen Stöcken wird nur die Staubgefäfszahl reduciert. Es entstehen:

(10) grofsblumige, staubgefäfsreichere und kleinblumige, staubgefäfsärmere Stöcke (*Stellaria media*, *Ranunculus aquatilis*), die sich zu Arten (*Geranium pusillum*, *molle*) und Gattungen (*Veronica*, *Lycopus*) ausprägen können.

II. Grofshüllige und kleinhüllige Blumen treten an demselben Stocke nebeneinander auf.

A. Das Angebot von Genussmitteln überwiegt die Nachfrage. Es entstehen:

(11) neben grofsen, sich öffnenden, der Kreuzung dienenden — kleine, geschlossen bleibende (kleistogame), ausschliefslich der Selbstbefruchtung dienende Blüten, die gleichzeitig nebeneinander auftreten (z. B. eine weifsblühende *Viola* der Campos von St. Catharina nach Fritz Müller).

Aus dieser ursprünglichen Form der Kleistogamie dürften die übrigen Formen derselben dadurch hervorgegangen sein, dass die grofsen, sich öffnenden Blumen nachträglich ihre Insektenanlockung so gesteigert haben, dass der Notbehelf der Selbstbefruchtung durch kleistogame Blüten nur noch unter ungünstigen Umständen eintritt. So erklären sich die folgenden Fälle:

(12) Die grofshülligen Blüten öffnen sich in der noch konkurrenzfreieren, ersten Frühlingszeit; bleibt Insektenbesuch da aus, so kommen nachträglich fruchtbare, kleistogame Blüten zum Vorschein (*Viola odorata, canina* u. a.).

(13) Die Pflanze erzeugt regelmäfsig nur grofse sich öffnende, aber plötzlich unter ungünstige Bedingungen (in Schatten) versetzt nur kleistogame Blüten (*Viola biflora*).

(14) Die Pflanze bringt in ihrer Heimat offene, in ein ungünstiges Klima versetzt aber viele Jahre ausschliefslich kleistogame Blüten hervor (*Salvia cleistogama*).

(15) Die Pflanze trägt im Sommer nebeneinander offene und kleistogame, in kälterer Jahreszeit aber und an schattigen Standorten auch mitten im Sommer nur kleistogame Blüten (*Lamium amplexicaule*).

B. Die Nachfrage nach Genussmitteln überwiegt das Angebot.

1. Kreuzung bereits völlig gesichert und Selbstbefruchtung ausgeschlossen. Es findet keine Naturzüchtung neuer Blumenformen statt.

2. Selbstbefruchtung noch nicht ausgeschlossen.

a) Insektenbesuch stets überreichlich. Es entstehen:

(16) monöcische Pflanzen mit grofshülligen, weiblichen und kleinhülligen, männlichen Blüten (*Akebia quinata*).

b) Insektenbesuch zwar im Ganzen überreichlich, bisweilen jedoch spärlich. Es entstehen:

(17) monöcische Pflanzen mit grofshülligen, männlichen und kleinhülligen, weiblichen Blüten (? *Bryonia alba, Cucurbita, Cucumis*) oder

(18) es bleiben neben beiden noch homogame Zwitterblüten erhalten (*Rhus Cotinus*).

Wie ersichtlich werden auf diese Weise die verschiedenen Formen der Geschlechterverteilung (Gynodiöcie, Androdiöcie, Diöcie, Monöcie), sowie auch die Kleistogamie mit der Variation der Blumengröfse und der Reichlichkeit oder Spärlichkeit des Insektenbesuchs in ursächlichen Zusammenhang gebracht.

Auch in späteren Aufsätzen, z. B. über die Gynodiöcie von *Dianthus* (1881) und die Blütenköpfe von *Centaurea Jacea* (1882)

suchte Müller durch gründliches Studium von Einzelfällen tiefer in das Wesen der geschlechtlichen Variation einzudringen und gab z. B. über die Entstehung der Diöcie bei *Centaurea Jacea* folgende Übersicht (nach dem Bot. Jahrb. 1881 I, p. 509):

Stammform:
Alle Blüten des Köpfchens zweigeschlechtig.

a.
Übergang zur Weiblichkeit.

a[1] (Erste Stufe). Äufsere Blüten verkleinert, weiblich; innere zweigeschlechtig, von ursprünglicher Form.

a[2] (Zweite Stufe). Alle Blüten verkleinert, weiblich.

a[3] (Dritte Stufe). Randblüten wieder vergröfsert, strahlend, geschlechtslos, Scheibenblüten verkleinert, weiblich.

b.
Übergang zur Männlichkeit.

b[1] (Erste Stufe). Randblüten vergröfsert, strahlend, weiblich; innere zweigeschlechtig.

b[2] (Zweite Stufe). Randblüten stärker vergröfsert, strahlend, geschlechtslos, innere zweigeschlechtig, von ursprünglicher Form.

b[3] (Dritte Stufe). Randblüten noch stärker vergröfsert (oft weifs), strahlend, geschlechtslos; innere männlich.

Über die verschiedenen Formen der Geschlechterverteilung bei den Kompositen und die mutmafsliche Entwickelung derselben aus einer zwittrigen Grundform hat übrigens Hildebrand schon im Jahre 1869 eine ausführliche, von trefflichen Abbildungen begleitete Untersuchung („Über die Geschlechtsverhältnisse bei den Kompositen", Verhandl. der Leop. Carol. Akad., Vol. XXXV) veröffentlicht.

Von Bedeutung erscheinen ferner die Beobachtungen H. Müller's über das Auftreten von Staubgefäfsen ungleicher Ausbildung und Funktion innerhalb derselben Blüte (Heterantherie); er beschrieb dasselbe zuerst nach Mitteilungen seines Bruders Fritz bei der Melastomacee *Heeria* (Nature XXIV) und fand später den gleichen Fall auch bei verschiedenen *Commelinaceen* (wie *Tinantia undata* und *Commelina coelestis*); Fritz Müller (Nature XXVII) fügte als weitere Beispiele *Mollia* (Tiliacee), *Lagerstroemia* (Lythracee) und *Heteranthera* (Pontederiacee) hinzu; auch *Lythrum Salicaria* besitzt bekanntlich in seinen Staubgefäfsen eine Andeutung von ungleicher Färbung (s. oben p. 213). In typischen Fällen besteht die Heterantherie darin, dass die längeren Staubgefäfse den Besuchern eine bequeme Standfläche darbieten und ihnen den zur Befruchtung dienenden Pollen anheften, während die kürzeren, meist auffallend gefärbten Stamina ihren Pollen den Insekten zur

Beköstigung preisgeben („Beköstigungsantheren"). Eine ähnliche Ungleichheit und verschiedene Funktion der Staubgefäfse, jedoch ohne Färbungsunterschied beobachtete Todd (Americ. Naturalist 1882) bei *Solanum rostratum* und *Cassia chamaecrista.*

Auch mehrere specielle Blumeneinrichtungen, wie die der *Fumariaceen* (Nature 1874), von *Lilium Martagon* und *Hesperis tristis* (Nature 1875), von *Corylus* (Nature 1875), *Ophrys muscifera* (Nature 1878), das Blühen von *Eremurus spectabilis,* der nach Hildebrand (Flora 1881, No. 32) erst nach dem Welken und Einrollen der Perigonzipfel die Sexualorgane und Nektarien seiner Blüten zu voller Entwickelung bringt und dadurch die weniger einsichtigen Blumenbesucher auf die augenfälligeren, aber noch ausbeutelosen Blüten ablenkt (Vergl. Bot. Zeitung 1882, p. 278 bis 281), ferner kritische Fragen z. B. über die von Meehan (Proceed. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia 1876) behauptete, ausschliefsliche Selbstbefruchtung von *Browallia elata* (Nature, No. 365), über die Bestäubungseinrichtung von *Arum ternatum* (Bot. Zeit. 1879, p. 838), über Variabilitätserscheinungen bei *Primula elatior* (Bot. Zeit. 1880, p. 733, 734), über die Saftdrüsen der *Kruciferen* (Pringsh. Jahrb. XII, p. 161—169) u. a. behandelte Müller in einzelnen kleineren Aufsätzen. Daneben widmete er einen grofsen Teil seiner Arbeitskraft kritischen oder rein sachlichen Referaten besonders für die Zeitschrift „Kosmos" und den botanischen Jahresbericht von Just, für den er von 1873 bis 1882 den Abschnitt über Befruchtungs- und Aussäungseinrichtungen schrieb und darin eine Fülle wertvoller Bemerkungen niederlegte. Erwähnenswert ist auch die englische Neuausgabe seines Werkes über Befruchtung (The Fertilisation of Flowers. Transl. a. edit. by D'Arcy W. Thompson. London 1883), für die er eine grofse Zahl von Ergänzungen und Nachträgen dem Bearbeiter zur Disposition gestellt hatte. Endlich suchte er durch volkstümliche Aufsätze und durch seinen Unterricht in weiteren Kreisen Verständnis für die Blütenbiologie und die moderne Naturauffassung überhaupt zu verbreiten.

In Hermann Müller vereinigten sich in seltener Weise das Beobachtungsgeschick, der Fleifs und der Erkenntnistrieb des wissenschaftlichen Forschers mit der Darstellungskraft des glänzenden Schriftstellers und der verständlichen Ausdrucksweise des Jugendlehrers. Seine Begeisterung für den Darwinismus leuchtet aus jeder seiner Schriften hervor, zugleich aber auch seine glühende

Liebe für die Natur und ihre Offenbarungen. Beides verschmolz in seinem Geiste zu einer untrennbaren Einheit; wo immer in der Organismenwelt ein Kreis von Naturerscheinungen ihm entgegentrat, ermittelte er zunächst mit voller Objektivität die Thatsachen und suchte dann nach einer biologischen Erklärnng derselben, die zwar an sich nur den Wert einer Hypothese, für sein anschauliches Denken aber volle Realität besafs. Seine Blumentheorie wurde als Ausfluss dieser Anschauungsweise in einer Periode begründet, die als das Jünglingsalter der Blütenbiologie bezeichnet werden darf. Und sollen wir es da ihrem Urheber verargen, wenn er den kühnen Gedankenflug über die engen Schranken der Thatsachen hinaus wagte und Schlussfolgerungen zog, die sich nur dem inneren Auge des Geistes offenbaren? Die Gesamtleistungen Hermann Müller's und Darwin's auf blütenbiologischem Gebiete verhalten sich zu einander wie die Gedankenwelt eines kühn vorwärts strebenden Jünglings und eines vorsichtig tastenden Greises; ersterem erscheint die Erklärung der Thatsachen, letzterem die sichere Feststellung derselben als das Wichtigere. Beide Richtungen ergänzen einander und sind für die Entwickelung der Blütenbiologie in gleichem Grade wertvoll gewesen.

Dieselbe Begeisterung für die Darwinistische Naturauffassung, die H. Müller beseelte, zeichnet auch seinen Bruder Fritz Müller aus, der seit 1852 als Arzt in Brasilien lebt und in der reichen Tropenwelt dieses Landes unermüdlich Beobachtungsschätze auf zoologischem und botanischem Gebiet gesammelt hat. Seit dem Erscheinen seiner Schrift: „Für Darwin“ (1863) in regem brieflichem Verkehr mit diesem stehend, hat er durch wertvolle Mitteilungen und Sendungen viele Beiträge zu den blütenbiologischen Werken des englischen Forschers, wie auch zu denen seines Bruders Hermann und anderer Botaniker geliefert. Von seinen Entdeckungen wurden einige, wie die von der giftigen Wirkung des Pollens auf die Narbe der eigenen Blüte bei Orchideen, von dem Bestäubungsvorgang bei *Posoqueria,* sowie die Erklärung der Heterantherie bereits erwähnt. Interessante und wichtige Mitteilungen machte er ferner über Geschlechterverteilung und Sexualvariation, so z. B. bei *Chamissoa,* deren männliche und weibliche Blüten sich nur wenig von dem ursprünglichen Zwitterzustande entfernt haben, sowie bei einer *Epidendrum*-Art, die im Urwalde wie gewöhnlich monandrisch, dagegen auf der Insel St. Catharina und der gegenüberliegenden Strandregion in einer triandrischen Varietät auftritt,

indem sich die beiden sonst verkümmerten, seitlichen Antheren vollständig entwickeln und Pollen für Selbstbestäubung auf die eigene Narbe abgeben (Bot. Zeit. 1870, p. 152, 153). Hieran schlossen sich Beobachtungen über heterostyle Pflanzen, wie *Faramea* (Rubiacee), deren kurzgriffligе Form sich durch ihre weit (ca. 18 mm) über die Blumenkrone hervorragenden Staubgefäfse und das Schwanken zwischen introrser und extrorser Dehiscenz ihrer Antheren auszeichnet (Bot. Zeit. 1869, p. 606—611), über trimorphe *Pontederien* (Jenaische Zeitschr. VI. 1871*)), ferner über dimorphe Arten von *Villarsia, Cordia, Erythroxylon, Aegiphila obdurata, Borreria, Suteria, Hedyotis, Coccocypselum, Lipostoma* u. a., die von Darwin in dessen Werk über die verschiedenen Blütenformen beschrieben wurden. Bestäubungsversuche in gröfserem Umfange stellte Fr. Müller z. B. bei *Eschscholtzia californica* (Bot. Zeit. 1868, p. 115 und 1869, p. 224—226), bei einer *Bignonia*-Art („Cipó alho", vergl. Bot. Zeit. 1868, p. 625—629), die sich als selbststeril erwies, aber auch bei Kreuzung zwischen Nachbarstöcken unfruchtbar war und nur bei Bestäubung mit dem Pollen eines entfernt wachsenden Stockes Frucht ansetzte, bei Orchideen wie *Catasetum mentosum* und der *Monachanthus*-Form desselben, bei *Cirrhaea, Cattleya* u. a. (Bot. Zeit. 1868, p. 629—631), ferner bei *Abutilon*-Arten (Jenaische Zeitschr. 1872 u. 1873) an, von denen mehrere wie *A. Darwinii* in ihrem Heimatlande mit eigenem Pollen völlig unfruchtbar sind und nur mit Pollen aus einer verschiedenen Pflanze durch Kolibris befruchtet werden können. Ebenso richtete er seine Aufmerksamkeit auf die Anpassungen zwischen den Blumen Brasiliens und ihren Bestäubern; so beobachtete er (vergl. den Aufsatz von H. Müller: Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten im „Handbuch der Botanik". Hsg. v. Schenk. Bd. I, p. 1—112) das Benehmen der Kolibris an den Blüten von *Brugmansia*, von *Salvia*-Arten und *Tacsonia*, das Einsammeln der von Bananenblüten abgesonderten, süfsen Gallertmasse durch stachellose Honigbienen (*Trigona*), die Gewinnung eines Harzes aus Schuppen der männlichen Inflorescenz von *Dalechampia* durch Meliponen, die Anziehungskraft einer unansehnlichen Cucurbitacee (*Trianosperma*)

*) Später zeigte Fr. Müller (Kosmos XIII, p. 297—300), dass auch *Eichhornia* (*Pontederia*) *crassipes*, die in einer mittelgriffligen, mit eigenem Pollen unfruchtbaren Form in Blumenau eingeführt wurde, ebenso wie *Eichhornia azurea* und eine dritte Art trimorph sind.

mit geruchlosen, grünlichen, unter dem Laube versteckten Blüten für gewisse Bienen, das Einfangen von langrüssligen Schwärmern (*Macrosilia**) und *Antaeus*) durch die engen Blumenröhren eines gelbblütigen *Hedychium* (Kosmos III, p. 178), das Verzehren der Drüsen am Kelch von *Malpighiaceen* wie *Bunchosia Gaudichaudiana* (Nature XVII, p. 78) durch Bienen (*Tetrapedia* und *Epicharis*) u. a. Dass der Farbenwechsel gewisser Blumen den Besuchern die zur Bestäubung günstigste Zeit anzeigt, fand Fritz Müller bei einer *Lantana*-Art bestätigt, die am ersten Tage gelb, am zweiten orange und am dritten purpurn gefärbte Blüten hat; die auf diesen Blüten beobachteten Falter (Arten von *Danais, Pieris, Heliconius* u. a.) besuchten nur die gelben und orangefarbenen, niemals die purpurroten Blumen (Nature a. a. O.). Eine merkwürdige Blüheinrichtung zeigte sich bei den Eintagsblüten einer *Cypella*-Art (Iridee), die (1877) mit ihren massenhaften Blumen oft an einem Tage den Weg am obern Itajahy meilenweit schmückte, während am nächsten Tage nicht eine einzige Blüte zu finden war, worauf dann nach einiger Zeit wieder eine Hauptblütenperiode eintrat; später hat Fr. Müller (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. I, p. 164—169) dies eigentümliche Blühen in Intervallen (oder „Pulsen" nach einer Bezeichnung von Buchenau) noch genauer verfolgt. Auch auf andern Gebieten der botanischen und zoologischen Biologie war jener Forscher mit gröſstem Eifer thätig; so beschrieb er zuerst die nach ihm benannten Nahrungskörperchen auf den Blattstielkissen von *Cecropia adenopus* („Imbauba"), deren Lebensbeziehungen zu den auf ihr wohnenden Ameisen er eingehend studierte, fand die sogenannten Duftschuppen gewisser Schmetterlingsmännchen auf, deren Wohlgeruch sie zu „Blumen der Luft" macht, und entdeckte viele andere überraschende Lebens- und Struktureigentümlichkeiten von Bienen, Termiten, Ameisen, Feigenwespen u. a. Seine oft kurzen, aber immer inhaltreichen und Neues bringenden Veröffentlichungen, von denen hier nur die bis 1882 erschienenen erwähnt sind, geben in ihrer Gesamtheit ein buntes und farbenprächtiges Bild der brasilianischen Blumen- und Insektenwelt. Es ergänzt sich so in höchst erwünschter Weise unsere sehr lückenhafte Kenntnis von den Bestäubungseinrichtungen

*) Bei *Macrosilia Cluentius* Cr. stellte Fr. Müller einen Rüssel von ca. $^1/_4$ m Länge fest, der also genügt, auch die langspornigste der von Darwin erwähnten Orchideenblüten (*Angraecum sesquipedale* von Madagaskar) auszubeuten (Vergl. Bot. Jahrb. 1878. 323, 324).

der Tropenpflanzen, die aufserdem nur in den Werken von Reisenden wie Belt, Wallace, Beccari u. a. hier und da Berücksichtigung gefunden haben und mit ausreichender Sicherheit eben nur an Ort und Stelle aufgeklärt werden können. Dass auf diesem Gebiete Fritz Müller bahnbrechend vorangegangen ist, sichert ihm in der Geschichte der Blütenbiologie einen hervorragenden Ehrenplatz.

Ein ausgedehnteres, aber deshalb auch schwerer erreichbares Forschungsziel hat sich Federico Delpino gesteckt, indem er dasselbe nicht auf die Blüteneinrichtungen eines einzelnen Gebiets, sondern auf die der gesamten Pflanzenwelt richtete und die Bestäubungsapparate nach grofsen, durchgreifenden Gesichtspunkten unter bestimmte Typen (s. den früheren Abschnitt p. 181—190) zu bringen versuchte. Letztere entwarf er auf Grund allgemeiner, biologischer Principien, die eine Mittelstellung zwischen darwinistischer und teleologischer Naturauffassung einnehmen. Er anerkennt zwar die Descendenz der Arten, Gattungen und Familien von einer gröfseren Zahl ursprünglicher Stammformen, verwirft aber die Annahme einer allmählichen Umgestaltung derselben durch die ausschliefsliche Wirkung mechanischer Ursachen oder durch natürliche Auslese und denkt sich vielmehr die Organismen infolge eines transcendentalen Princips zu zweckmäfsigen, einer bestimmten biologischen Idee sich unterordnenden Formen auswachsend. Er ist also ein Gegner sowohl des Materialismus als auch des Darwinismus im Sinne Häckel's und Anderer. Besser als durch diese etwas unbestimmte Charakteristik lässt sich seine Anschauungsweise durch konkrete Beispiele erläutern. So will er z. B. in der Schrift: Contribuzioni alla storia dello sviluppo nel regno vegetale. I. Smilaceae. (Genova 1880) p. 35 ff. erklären, weshalb unter den *Smilaceen* nur die Gattung *Rhipogonum* zwittrige Blüten, die zahlreichen Arten von *Smilax* aber eingeschlechtige Blüten besitzen. Die Beantwortung dieser Frage leitet er durch folgende Betrachtungen ein, die seinen Standpunkt deutlich charakterisieren. Die Ursachen, die nach Delpino's Auffassung überhaupt die Form der Organismen bestimmen, sind entweder erbliche oder ökonomische (d. h. nach dem Gesetz der Kompensation, der Arbeitsteilung, der Ersparniss von Stoff, Kraft und Zeit, sowie dem Vervollkommnungsgesetz wirkende) oder mechanische (d. h. nach physikalisch-chemischen Gesetzen wirkende). Die erste und letzte Gruppe dieser Ursachen wirken mit Noth-

wendigkeit, die ökonomischen oder eigentlich biologischen Faktoren erscheinen als Verwirklichung eines thätigen, freien und unabhängigen Princips („l'estrinsecazione d'un principio attivo, libero ed autonomo"). In dem Gegeneinanderwirken dieser verschiedenen Ursachen bilden die Lebewesen ebensoviele eigentümliche und specifische Gleichgewichtszustände von verschieden grofser Beharrlichkeit. Niemals sind dieselben vollkommen stabil, wie aus der ungleichen Zeitdauer und der verschiedenen räumlichen Ausdehnung der Species hervorgeht. Die erblichen Ursachen sind ferner für das einzelne Individuum insofern unveränderlich, als eine Einwirkung auf die elterlichen Charaktere nach ihrer Übertragung auf die Nachkommen ausgeschlossen ist. Dagegen wechseln die mechanischen Ursachen aufserordentlich; schon die Aussäung versetzt die Pflanze in neue Bedingungen, durch die eine Gleichgewichtsstörung hervorgerufen wird: entweder geht ein solcher Organismus zu Grunde oder stellt einen neuen, den veränderten Umständen entsprechenden Gleichgewichtszustand dar. Ebenso verhalten sich auch die ökonomischen Faktoren, indem jede Variation eine Aufhebung des früheren Gleichgewichts und das Eintreten eines neuen Zustandes dieser Art herbeiführt. Auf den vorliegenden Fall — d. h. auf die Geschlechterverteilung der Smilaceen — angewendet, rechtfertigen diese Betrachtungen nun den Schluss, dass die zwittrigen und gleichzeitig für die Bestäubung durch Tiere eingerichteten zoidiophilen Blüten von *Rhipogonum* diesen Charakter aus erblichen Ursachen erhalten haben, da die zunächst verwandten Gruppen der Liliaceen, von denen die genannte Gattung sich herleitet, ebenfalls die hermaphrodite Sexualform (abgesehen von einzelnen Ausnahmen) festhalten. Die Zwittrigkeit ist überhaupt bei allen Zoidiophilen infolge des Gesetzes der Kraft-, Zeit- und Stofferspárnis allgemeine Regel, während Eingeschlechtigkeit die Ausnahme bildet. Umgekehrt verhalten sich dagegen die anemophilen Pflanzen, bei denen die Eingeschlechtigkeit vorherrscht. Nun sind aber nach Delpino die zahlreichen, diöcischen Arten von *Smilax* nicht, wie zunächst zu erwarten, windblütig, sondern entomophil, da sie klebrigen Pollen und (bei *Smilax aspera*) Honigsekretion besitzen. Dieser Ausnahmefall bedarf also einer besonderen Erklärung, die Delpino in folgender Weise giebt. Bei den Zwitterpflanzen tritt durch das Gesetz der Arbeitsteilung eine sehr starke Neigung zur Trennung der Geschlechter zunächst in verschiedenen Blüten, dann

in Blütenständen, zuletzt auf ganzen Individuen hervor, andrerseits findet diese Tendenz ein Gegengewicht in dem Vorteil, welchen Zwitterblüten im Falle spärlichen Insektenbesuches haben. Erfolgt aber letzterer sehr reichlich und überwiegt die „Kraft der Fremdbestäubung" („la forza pronuba"), so wird das Gesetz der Kraftersparnis durch das der Arbeitsteilung aufgehoben und derartige Pflanzen, die durchaus nicht immer auffällige Blüten besitzen, werden stufenweise polygam, monöcisch und diöcisch. Dies ist nun der bei den Smilax-Arten vorliegende Fall.

Diese Erklärung, deren Wahrscheinlichkeit hier nicht in Betracht kommt, ist in ihrem Schlussergebnis nicht wesentlich von der oben angeführten Deutung verschieden, die H. Müller der Geschlechterverteilung gab, indem er sie ebenfalls in Zusammenhang mit der Reichlichkeit oder Spärlichkeit des Insektenbesuchs brachte; trotzdem gehen beide Forscher von ganz verschiedenen Grundvoraussetzungen aus. So ist es auch vielfach in anderen Fällen: Delpino's Principien und Gründe sind oft denen H. Müller's entgegengesetzt, aber dessenungeachtet begegnen sich beide in ähnlichen oder wenigstens verwandten Ergebnissen. Trotz gewisser Gegensätze haben sie daher in regem wissenschaftlichem Verkehr gestanden und ihre Forschungen einander freundschaftlich mitgeteilt — sicherlich nur zu grösstem Vorteil für den weiteren Ausbau der Blütenbiologie. So wurde es möglich, dass H. Müller viele der von Delpino zuerst schärfer charakterisierten Anpassungsformen der Blüten, wie z. B. die Typen der Tagfalter- und Schwärmerblumen, Bienen- und Hummelblumen, Fliegen-, Kleinkerfblumen u. a. als naturgemäſs anerkannte und durch Feststellung des thatsächlichen Insektenbesuchs gleichsam eine Kontrolmethode für die theoretische Deutung der Blumenformen zu gewinnen wusste, während er die von Delpino ebenfalls zuerst aufgestellten Typen der Bestäubungsapparate, wie der Gefängnis-, Umklammerungs-, Umfliegungs-Einrichtungen u. a. als willkürlich abgegrenzt ablehnte (s. p. 181 ff.) und doch ähnliche Abgrenzungen wie die der Blumen mit offenem, teilweise oder völlig geborgenem Honig, der Blumengesellschaften u. a. selbst vornahm, weil die groſse Mannigfaltigkeit der existierenden Blumeneinrichtungen gebieterisch eine Trennung derselben in bestimmte, leicht erkennbare Gruppen verlangt. Offenbar bietet die Blumeneinteilung Delpino's den Vorteil, eine sehr groſse Zahl von Einzelfällen sofort unter ein allgemeines Schema einordnen zu können und

stellt gewissermafsen ein künstliches System der biologischen Blütenkonstruktionen dar, das Müller allerdings nur soweit annahm, als es mit den thatsächlichen Feststellungen hinsichtlich des Insektenbesuchs übereinstimmte. Wo Beobachtungen über letztere jedoch nicht vorliegen, nimmt auch Müller ohne Zögern ähnliche Deutungen vor, wie sie Delpino mit so grofsem Scharfsinn den verschiedenen Blütenformen unterzulegen wusste.

Delpino's Thätigkeit auf dem Gebiete der Blütenbiologie war anfangs überhaupt mehr auf eine vergleichende Klassifikation und übersichtliche Anordnung der Blüteneinrichtungen als auf erschöpfende Untersuchung der Einzelfälle gerichtet. Es geht dies aus einem Vergleich der Ulteriori osservazioni mit dem Werke Müller's über die Befruchtung der Blumen deutlich hervor. In letzterem findet jede einzelne Blumenart ausführliche Beschreibung, und Zusammenfasssungen werden nur im Schlussabschnitt, sowie in Familienübersichten gegeben. Delpino betrachtet dagegen die Blütenorgane und Blumeneinrichtungen durchweg nach vergleichenden Gesichtspunkten und ordnet die Einzelfälle als Beispiele in die allgemeine Darstellung ein. Seine Einteilung der Blumeneinrichtungen bei den zoidiophilen Pflanzen ist folgende:

I. Blumeneinrichtungen, die sich auf Gesicht und Geruch der Bestäuber beziehen. 1. Farbe (gewöhnliche, glänzende, metallische, fahle und schmutzigbraune Farben, Farbenwechsel u. a.) 2. Augenfälligkeit (durch Blumenblätter, Laubblätter, Deckblätter, Kelchblätter, Staubfäden, Nektarien, Konnektive der Antheren, Haare der Blumenkrone, strahlende Randblüten bei Blumengesellschaften u. a. bedingt). 3. Geruch (sympathische Gerüche, wie Narcissen-, Veilchen-, Honig-, Weifsdorn-Duft etc. und idiopathische wie Bocksgeruch, Wanzengeruch etc.).

II. Blumeneinrichtungen, die sich auf den Geschmack der Bestäuber beziehen (einzellige oder mehrzellige Wärzchen, Saft fleischiger Gewebe, lose, essbare Zellen, geniefsbare, fleischige Hervorragungen, verdickte Kelche, Knospenkern bei *Ficus*, zarte Blütenteile überhaupt).

III. Blumeneinrichtungen, welche die Thätigkeit der Bestäuber in der Nähe leiten und erspriefslicher machen. 1. Erhöhung der Augenfälligkeit (durch Heliotropismus, Einseitigkeit der Blütenstände, Länge und Richtung der Inflorescenzachsen u. a.) 2. Orientierung der Blüten (durch Drehung des Fruchtknotens, Krümmung der Blütenstiele, Überhängen der Blütenstände u. a.) 3. Bildung

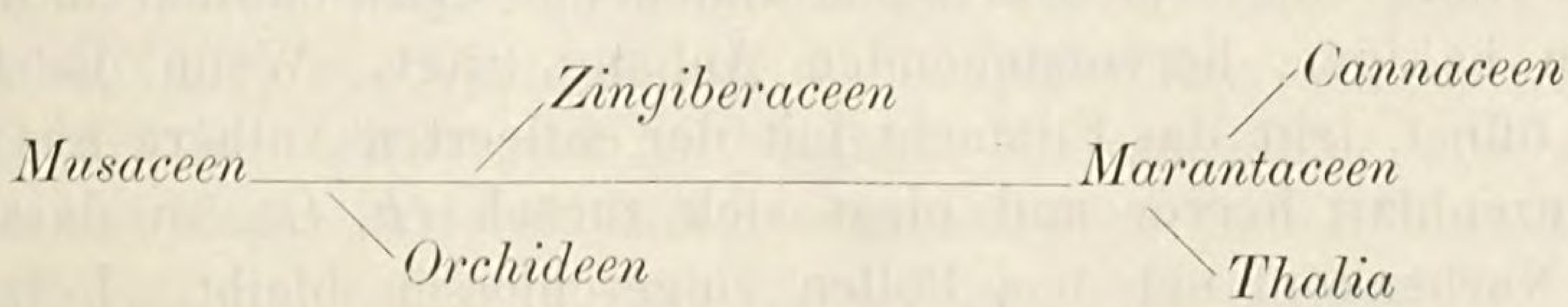
von Anflugflächen und Stützen (Blumenkrone, Staubgefäfse, Unterlippe bei Labiaten, Schiffchen nebst Flügeln bei Papilionaceen, geschwänzte Organe u. a.). 4. Absonderung, Verwahrung und Darbietung von Honig (epimorphe, automorphe und metamorphe Nektarien, Safthalter, Saftlöcher, Saftdecken, Saftwege u. a.). 5. Blumeneinrichtungen, welche die Übertragung des Blütenstaubs auf den Körper der Bestäuber bewirken (Pollenaufladeeinrichtungen). a) Der Pollenaufladung vorausgehende Einrichtungen (unmittelbare und mittelbare, d. h. zunächst auf einem bestimmten Blütenteil, wie dem Griffel, einem pollensammelnden Behälter, den Anhängen der Narbe u. a. erfolgende Ablagerung des Pollens). b) Der Pollenaufladung unmittelbar dienende Einrichtungen (Reibeapparate, Pumpen- und Bürstenapparate, Explosionseinrichtungen, Streumechanismen, Anheften des Pollens in zusammenhängenden Massen). 6. Blüteneinrichtungen, welche die Übertragung des Pollens vom Körper des Besuchers auf die Narbe bewirken (Abladevorrichtungen, wie Beschaffenheit der Narbe, Klemmkörper der Asclepiadeen, stachliger und klebriger Pollen u. a.). 7. Blumeneinrichtungen, welche Kreuzung getrennter Blüten, Blütenstände oder Stöcke bewirken. a) Ungleichzeitige Reife der beiden Geschlechter (Protandrie*) mit kurz- oder langlebigen Staubgefäfsen, Protogynie mit kurz- oder langlebigen Narben). b) Herkogamie (in verschiedenem Grade). c) Bestimmte Gewohnheiten der Blumenbesucher (Blumenstetigkeit u. a.) d) Physiologische Unwirksamkeit des Pollens auf der Narbe der eigenen Blüte (Adynamandrie). 8. Blumeneinrichtungen, welche die Zahl der Bestäuberbesuche auf einer Blüte regeln (zur teilweisen Fremd-

*) Eine weitere Einteilung der Blumeneinrichtung bei vorhandener Protandrie erhält Delpino durch Einführung des Begriffs der „Bestäubungsfläche“ (area d'impollazione“) unter der er diejenige Stelle einer protandrischen Blüte versteht, an welcher sich im ersten Stadium der Pollen, im zweiten die Narbe der Berührung durch die Bestäuber darbietet. Diese Stelle heifst abgegrenzt, wenn alle ihre Punkte in einer ringförmigen, ebenen oder cylindrischen Fläche liegen, unbegrenzt dagegen, wenn ihre Punkte unregelmäfsig zerstreut sind. Die begrenzte Bestäubungsfläche ist z. B. ringförmig und koncentrisch bei *Nigella* und *Passiflora*, cylindrisch und koncentrisch bei vielen *Malvaceen*, *Campanula* u. a., centrisch und der Blütenausbreitung parallel bei *Borrago* u. a., excentrisch und oberhalb der Blütenachse gelegen bei *Labiaten*, excentrisch und unterhalb der Blütenachse gelegen bei *Plectranthus*, *Epilobium*-Arten u. a.; eine unbegrenzte Bestäubungsfläche findet sich z. B. bei *Potentilla*, *Ranunculus*, vielen *Umbelliferen* u. a.

bestäubung ausreichende, vollständige Fremdbestäubung bewirkende und den gesamten Pollen- und Honigvorrat einer Blüte erschöpfende Besuche.) 9. Blumeneinrichtungen, welche der Bestäubung durch bestimmte Besucherklassen angepasst sind.

Die Einteilung dieser letzten Gruppe in 13 Haupt- und 47 Untertypen durch Delpino wurde bereits in einem früheren Abschnitt (s. p. 181 ff.) erörtert. Der Wert dieser ganzen Klassifikation lässt sich ohne näheres Eingehen auf Einzelfälle und specielle Blütenkonstruktionen leider nicht auseinandersetzen; es mag daher der Hinweis genügen, dass die von Delpino gegebene Einteilung der allgemeinen und speciellen Blumeneinrichtungen bisher durch keine bessere ersetzt worden ist, und dass dieselbe selbst in neuesten Werken über Blütenbiologie — naturgemäfs mit einigen Abänderungen und Erweiterungen — der Darstellung zu Grunde gelegt wurde.

Eine neue Richtung gab Delpino der Blumenforschung durch eine Reihe von Untersuchungen, die er über die Bestäubungseinrichtungen gewisser Pflanzenfamilien in Zusammenhang mit ihren sonstigen biologischen und morphologischen Verhältnissen anstellte. Schon in der Schrift über die Asclepiadaceen (1865) ist diese Richtung angedeutet, die er später in einer Abhandlung über *Marantaceen* („Breve cenno sulle relazioni biologiche e genealogiche delle Marantacee, Nuov. Giorn. Bot. Ital. I, 1869), ferner über die von ihm als windblütig erkannten *Artemisieen* („Studi sopra un lignaggio anemofilo delle Composte ossia sopra il gruppo delle Artemisiacee, Firenze 1871) und ganz besonders in dem schon erwähnten Werk über die *Smilaceen* (1880) weiter verfolgte. Diese Schriften betreffen eines der dunkelsten Probleme der Blütenbiologie, nämlich die Frage, wie innerhalb einer bestimmten Pflanzenfamilie in Zusammenhang mit der auf morphologisch-spekulativem Wege erschliefsbaren Descendenz ihrer Arten und Gattungen die Blüteneinrichtungen derselben entstanden und in den gegenwärtigen Zustand gebracht worden sind. In der Abhandlung über die *Marantaceen* begründet Delpino z. B. folgenden Stammbaum der nächstverwandten Familien:



und erläutert im Zusammenhange damit die anscheinend so ungleichartigen Bestäubungseinrichtungen derselben an den Beispielen von *Strelitzia Reginae*, *Orchis*, *Alpinia* und *Hedychium*, *Maranta*, *Thalia* und *Canna*. Ein ihnen gemeinsames blütenbiologisches Moment bilden die Klebapparate; so besitzt *Strelitzia* klebrige Fäden, die ähnlich wie bei manchen Onagraceen (*Oenothera*) den Pollen zusammenhalten. Bei den *Orchideen* sind die Klebeinrichtungen bekanntlich in den Pollinien, den Caudiculis und den Klebdrüsen stark entwickelt; bei den *Zingiberaceen* wird der Klebstoff von den Dehiscenzrändern der Antheren hervorgebracht, bei *Marantaceen* von dem Griffel und an der kurzen Stelle, welche die zur Aufnahme des Pollens bestimmte Ausbuchtung von der Narbenhöhle trennt, bei den *Cannaceen* endlich von dem Pollen selbst, der sich zeitweilig dem Griffel anheftet, um später von den Bestäubern abgeholt zu werden. Die Bestäubungseinrichtungen der *Marantaceen* und *Cannaceen* stimmen darin noch weiter überein, dass ihr Pollen in einer Griffelverbreiterung abgelagert wird. Das für die *Marantaceen* am meisten charakteristische Moment ist jedoch eine Schnellvorrichtung, durch welche z. B. die Blüte von *Maranta bicolor* sich dem Typus der Papilionaceen nähert; *Canna* dagegen besitzt eine der Labiatenform ähnliche Blüteneinrichtung.

Die Blüte von *Maranta* wurde übrigens auch von Hildebrand (Bot. Zeit. 1870, No. 39) beschrieben, dessen Angaben zur näheren Erläuterung der ziemlich verwickelten Bestäubungsverhältnisse hier eingeschaltet werden mögen. In der noch geschlossenen Blüte von *Maranta zebrina* (Fig. 41) liegt die einzige Anthere so der Griffelspitze (bei *A*) an, dass sie nach ihrem Aufspringen den Pollen in eine Einbuchtung dieser Spitze ablagern muss, die von dem später entstehenden Narbentrichter abgewandt liegt (*D*). Nach der Ablagerung des Pollens innerhalb der noch geschlossenen Blüte entwickelt sich der Narbenkopf zu einem Trichter, dessen innere Höhlung das belegungsfähige Gewebe trägt. Narbenkopf und Anthere werden von einem kapuzenartigen Blütenblatt (*B*, *C*, *F* u. *G*) völlig eingeschlossen, dessen einer Rand eine dem Griffel fest anliegende Schwiele und an dieser einen hakigen, hervorstehenden Anhang trägt. Wenn die Blüte sich öffnet, tritt das Filament mit der entleerten Anthere aus dem Kapuzenblatt hervor und biegt sich zurück (*F*, *G*), so dass nur der Narbenkopf mit dem Pollen eingeschlossen bleibt. Letzterer

kann aber ohne fremde Beihilfe unmöglich in den Narbentrichter gelangen; es muss vielmehr ein Druck auf den hervorstehenden, gerade unterhalb der Eingangspforte zum Blütengrund (*E*) stehenden Haken des Kapuzenblattes ausgeübt werden, wodurch der enge Verschluss des Griffels gelöst wird und letzterer infolge einer elastischen Spannung mit grofser Kraft halbkreisförmig sich dem drückenden Körper entgegenkrümmt (*H*). Dabei wird zunächst der drückende Körper von dem Narbentrichter gestreift und darauf

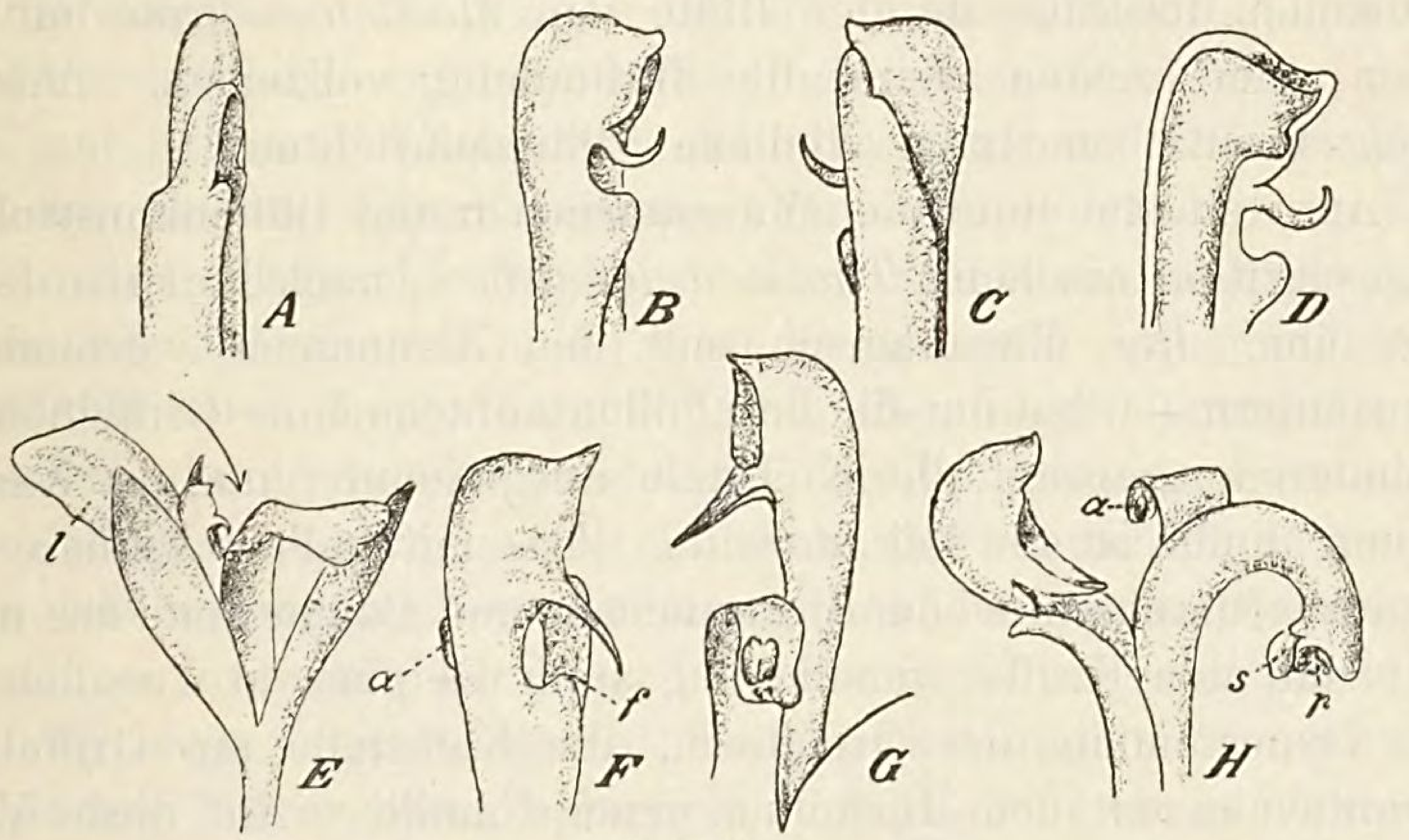


Fig. 41.
Bestäubungseinrichtung von *Maranta zebrina* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1870).
A. Griffel und Staubgefäfs aus einer jungen Knospe. — B. Dieselben Teile nach dem Öffnen der Anthere mit dem sie einhüllenden Kapuzenblatt. — C. Desgl. von der anderen Seite nach Entfernung des halben Kapuzenblatts. — D. Der Griffel aus derselben Knospe isoliert; bei *p* die Pollenanhäufung; das umschliefsende Kapuzenblatt ist angedeutet. — E. Soeben geöffnete Blüte, *l* die Unterlippe (Halteplatz für die Insekten); der Pfeil deutet den Eingang zum Blütengrunde an. — F. Kapuzenblatt, das den Griffel noch einhüllt, während das Filament *f* mit der Anthere *a* aus ihm schon hervorgetreten ist — G. Ansicht eines anderen Kapuzenblatts, das den hakigen Anhang an der linken Seite hat; das hervorgetretene Filament mit der Anthere liegt an gleicher Stelle. — H. Kapuzenblatt und Geschlechtsteile nach Umbiegung des Griffels *s*; *p* Pollen, *a* entleerte Anthere.

der auf dem Rücken des Narbenkopfs liegende Pollen abgewischt. Nach Entfernung des drückenden Körpers biegt sich der Griffel noch weiter derartig um, dass die Öffnung des Narbentrichters an das gegenüberliegende Blütenblatt gedrückt und auf diese Weise gegen weitere Einwirkungen geschützt wird. Ein die Blüte besuchendes Insekt muss sich beim Saugen auf das unterlippenartige Blütenblatt (*E*) und zugleich auf das Kapuzenblatt setzen, wobei der Griffel hervortritt und mit seinem Narbentrichter den vom Insekt aus einer anderen Blüte mitgebrachten Pollen aufnimmt. Darauf wird auch der in der Einbuchtung der Griffelspitze ab-

gelagerte, eigene Pollen der Blüte an der nämlichen Stelle des Insektenkörpers wie vorher abgestreift und ist nun wieder zur Bestäubung einer anderen Blüte bereit. Die Einrichtung ist also besonders dadurch eigentümlich, dass Pollen und Narbe wegen ihrer eigentümlichen räumlichen Anordnung nicht von selbst aufeinander wirken können (Herkogamie nach der Bezeichnungsweise Axell's). Da übrigens der Narbentrichter der Griffelspitze etwas schief angesetzt ist und auch der hakige Anhang des Kapuzenblattes bald rechts, bald links liegt, so müssen die bestäubenden Insekten an der Blüte von *Maranta zebrina* mit der linken oder rechten Seite die Bestäubung vollziehen. *Maranta discolor* besitzt eine ganz ähnliche Blüteneinrichtung.

Am weitesten unter den Marantaceen in der Blütenkonstruktion fortgeschritten erscheint *Thalia dealbata**) — nach Delpino's Ansicht eine die Marantaceen mit den Gramineen verbindende Pflanzenform —, bei der die den Pollen aufnehmende Griffelhöhlung besonders ausgeprägt, die Klebstelle ausgedehnter und die Narbenhöhlung tiefer ist als bei *Maranta*. Das mit halber Anthere ausgestattete Staubgefäfs der Marantaceen und Cannaceen, das unterwärts mit dem Griffel verschmilzt, stellt Delpino in Parallele mit dem Gynostemium der Orchideen, die Klebstelle am Griffel der Marantaceen mit dem Rostellum jener Familie. Auf diese Weise schimmern also in den morphologischen Charakteren der Scitamineen- und Orchideengruppe blütenbiologische Analogieen hindurch, und es eröffnet sich ein Einblick auch in die Entstehung ihrer Bestäubungsapparate.

Noch umfassendere Untersuchungen stellte Delpino über die phylogenetische Entwickelung der Blüteneinrichtungen bei den *Smilaceen* an, deren morphologisch-systematische, biologische und paläontologische Verhältnisse er in grofsen Zügen bei dieser Gelegenheit gleichfalls klarlegte. Auch hier führten ihn seine Studien einerseits auf die Aufstellung eines Stammbaumes der Smilaceen, andererseits zu zahlreichen spekulativen Ergebnissen, z. B. über die Abstammung der Monokotylen von einer dikotylen

*) Pedicino (Della impollinazione nella Thalia dealbata Fras. Estr. dal Rendicolto d. R. Accad. d. Sc. fis. e. matem. Fasc., 1. Gennajo 1875) konstatierte bei Exemplaren von Thalia, die unter Insektenabschluss gehalten wurden, vollkommene Fruchtbarkeit; nach ihm streift der gekrümmte Griffel mit der Narbe zuletzt die Anthere und führt Selbstbestäubung herbei.

Stammform, über den mutmafslichen monokotylen Grundtypus, die Abstammung der Smilaceen von einem der Gattung *Rhipogonum* nahestehenden Prototyp u. a. Es würde zu weit führen, allen diesen Ausführungen hier im Einzelnen zu folgen. Nur die Ansichten Delpino's über speziell blütenbiologische Fragen, wie über die Abstammung windblütiger Pflanzen von Insektenblütern und über die Entstehung der Eingeschlechtigkeit haben schon des Vergleichs mit den ähnlichen Spekulationen Müller's wegen ein hervorragendes Interesse, so dass eine kurze Andeutung über sie gerechtfertigt ist. Die Frage, ob die ersten Phanerogamen eingeschlechtige oder zwittrige Blüten besessen haben, führt im Hinblick auf bekannte Thatsachen der Systematik und Palaeontologie zunächst zu der Unterscheidung von zwei verschiedenen Kategorien der Eingeschlechtigkeit: einer primären und ursprünglichen, bei Cykadeen, Koniferen und Gnetaceen vorliegenden, die einen sehr alten Typus darstellt, und einer abgeleiteten, die sich als solche durch das Vorhandensein von Rudimenten des anderen Geschlechts in den eingeschlechtlich ausgebildeten Blüten in zahllosen Fällen nachweisen lässt und bei den Angiospermen vorherrscht. Innerhalb der einzelnen Familien und Gattungen der letzteren sind eingeschlechtige Formen jedenfalls erst sekundär entstanden. Aufserdem sprechen biologische Gründe für diese Art der Entstehung. Nicht selten sind nämlich windblütige Pflanzen aus ursprünglich insektenblütigen Formen hervorgegangen, und in diesem Falle verändert sich gleichzeitig der ursprüngliche Hermaphroditismus in Diklinie, da (nach den früher angeführten Grundprincipien Delpino's) erstere Sexualform den Gleichgewichtszustand der insektenblütigen Pflanzen, desgleichen Eingeschlechtigkeit den Normalzustand der Windblüter darstellt. Beispiele dafür liefert unter den entomophilen und normalzwittrigen Rosaceen die anemophile Gattung *Poterium*, die polygame oder diöcische Arten enthält, ferner unter den Rubiaceen das windblütige und zwittrige Genus *Coprosma*, unter den Oleaceen die anemophile und zugleich triöcische Gattung *Fraxinus* neben dem zwittrigen und entomophilen *Ornus* u. a. In Analogie damit erscheint auch unter den Smilaceen die Gattung *Rhipogonum* wegen ihres Hermaphroditismus als der ältere, die Gattung *Smilax* wegen ihrer Eingeschlechtigkeit als der jüngere Typus.

Durch seine vergleichend biologischen Studien wurde Delpino frühzeitig auf die extrafloralen Nektarien aufmerksam, deren

Bedeutung er zuerst*) erkannte; Zusammenstellungen über die verschiedenen Fälle ihres Vorkommens gab er in den Ulteriori osservazioni, sowie im Bulletino entomologico, Anno VII (1875) und in der Schrift (1880) über Smilaceen (p. 25—28). Es waren dies Vorstudien zu den bewundernswerten Arbeiten Delpino's über myrmekophile Pflanzen, die aufserhalb des uns hier beschäftigenden Gebiets liegen.

Kleinere Aufsätze widmete Delpino u. a. den Bestäubungsvorgängen bei den Wasserpflanzen, über die er (Nuov. Giorn. Bot. Ital. III 194, 195) in Korrespondenz mit Prof. Ascherson trat. Letzterer hatte bereits 1871 die Ergebnisse Delpino's über die Hydrophilen (Bot. Zeit. 1871, p. 443—45, 447—59, 463—67) aus den Ulteriori osservazioni dem deutschen Publikum vorgelegt und mit einigen Zusätzen versehen. Eine andere Arbeit des italienischen Forschers betraf die Blüheinrichtungen der einheimischen Getreidearten wie Roggen, Weizen, gewöhnliche und vierzeilige Gerste (Sulla dicogamia vegetale e specialmente su quella dei Cereali. Bollet. d. Comizio agrario Parmense. Marzo ed Aprile 1871), in der er manches Vorurteil der Landwirte über die Befruchtung des Getreides durch genaue Beobachtung des Blühvorganges widerlegte. Delpino untersuchte ferner die Bestäubung der *Koniferen* (s. oben p. 161), fand den zeitlichen Dimorphismus von *Juglans regia* (s. p. 190), erörterte das Verhältnis von Fremd- und Selbstbestäubung im Pflanzenreich („Dicogamia ed Omogamia nelle piante", Nuov. Giorn. Bot. Ital. VIII. 1876), verteidigte seine Ansichten über Fremdbestäubung gegen einige Gegner („Difesa della doctrina dicogamica", Nuov. Giorn. Bot. Ital. X. 1878) und erstattete in der Rivista Botanica Bericht über neuere blütenbiologische Arbeiten.

Endlich gab Delpino zu einem neuen Zweige der blütenbiologischen Forschung, der die Anpassungen zwischen den Blumen und ihren Bestäubern in bestimmten floristischen Gebieten zu ermitteln hat, durch einen Aufsatz Anregung („Alcuni appunti di

*) Die ersten Mitteilungen über die Beziehung der extrafloralen Nektarien zu Ameisen machte Delpino in der Sitzung der Società delle scienze naturali in Milano vom 28. December 1873, sowie in der Sitzung der Società entomologica di Firenze vom Mai 1874. Unabhängig von Delpino stellte Belt seine berühmten Beobachtungen in Nicaragua zwischen 1869 bis 1872 an und veröffentlichte sie 1874 (The Naturalist in Nicaragua, London 1874).

geographia botanica a proposito delle tabelle fitogeografiche del Prof. Hoffmann", Bollet. d. Societ. geografica Ital. Fasc. III. 1869. — In der Bot. Zeit. 1869 No. 47 und 48 unter dem Titel: „Über die Wechselbeziehungen in der Verbreitung von Pflanzen und Tieren" von Hildebrand mitgeteilt), in welchem er die Blumenausrüstungen der hochnordischen Pflanzen, speciell Nowaja-Semljas und Spitzbergens mit Rücksicht auf die dortige Insektenwelt näher ins Auge fasste. Dieser Forschungszweig, den besonders Hermann Müller in der Folgezeit durch seine blumenstatistische Methode und seine Untersuchungen über Alpenblumen mächtig gefördert und in mancher Hinsicht neu geschaffen hat, ist gegenwärtig zu beträchtlichem Umfange ausgewachsen. Delpino selbst deutete später noch ein anderes hierhergehöriges Problem an, indem er bei gelegentlicher Besprechung einer Arbeit von Behrens (in der Rivista von 1880) auf die Vorteile der Windbestäubung für Inselpflanzen aufmerksam machte. Da die Anemophilen häufig dikline und daher für Fremdbestäubung eingerichtete Blüten haben, deren Bestäubung unabhängig vom Insektenbesuch erfolgt, so liegt der Gedanke nahe, dass gerade solche Pflanzen auf insektenarmen Inseln sich besser erhalten und ausbreiten mussten als entomophile Gewächse. Dies scheint in der That durch die Zusammensetzung einiger Inselfloren bestätigt zu werden.

Der kurze Rückblick auf die bis 1882 erschienenen blütenbiologischen Arbeiten Delpinos giebt nur eine annähernde Vorstellung von dem aufserordentlichen Thatsachen- und Gedankenreichtum derselben. Leider gestattet aber der dieser historischen Skizze gesteckte Raum eine noch speziellere Würdigung der einzelnen Entdeckungen Delpino's nicht. Dieselbe Entschuldigung muss hinsichtlich der zahlreichen Werke geltend gemacht werden, mit denen Friedrich Hildebrand seit 1863 hervorgetreten ist. Seine Untersuchungen umspannen ähnlich wie die Darwin's das ganze Gebiet der Blütenbiologie. Aus dem Zeitraum bis zu Darwin's Tode sind folgende zum Teil bereits erwähnte Arbeiten Hildebrand's zu nennen: Bestäubungsversuche an *Orchideen* (1863 und 1865), sowie an dichogamen und heterostylen Pflanzen, wie *Pulmonaria* (1864 und 1865), *Linum*, *Primula* (1864), *Geranium* (1865), *Oxalis* (1866 und 1871), Bastardierungsexperimente an *Orchideen* (1868), Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtung von *Salvia* (1865, 1866), *Pedicularis*, *Indigofera*, *Lopezia*, *Schizanthus*, *Siphocampulus* (Bot. Zeit. 1866), *Asclepias* (1867), *Coryda-*

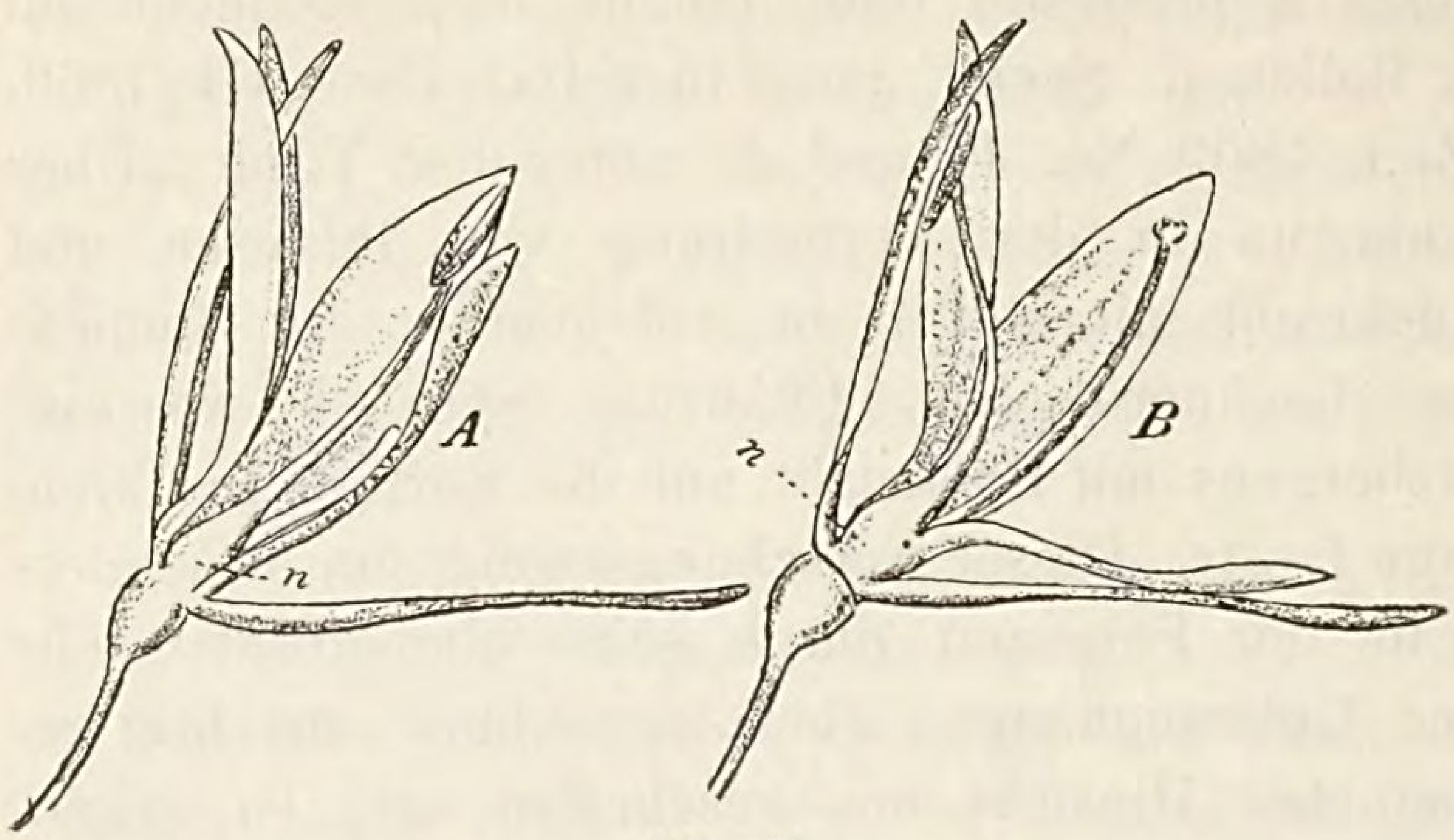


Fig. 42.

Blüte von *Lopezia miniata* (nach Hildebrand, Botan. Zeit. 1869).
A. Junge Blüte ($^1/_1$) nach Entfernung einiger Blütenteile, bei *n* abgeschiedener Honigsaft — B. Ältere Blüte.

lis cava (1867) und *Fumariaceen* (1870), *Aristolochia* (1867), *Delphinium Staphysagria*, *Isotoma axillaris*, *Lopezia miniata*, *Tilia*, *Geranium macrorhizum*, *Morina elegans*, *Chimonanthus fragrans*, *Coriaria myrtifolia*, *Utricularia vulgaris*, *Pinguicula alpina*, *Strelitzia Reginae*, *Rhynchospermum jasminoides* u. a.

Einige dieser letzteren von Hildebrand (Bot. Zeit. 1869, No. 29 bis 31) beschriebenen Blütenkonstruktionen mögen hier etwas näher erläutert werden, so weit dies nicht schon an früheren Stellen geschehen ist. So zeigt z. B. *Lopezia miniata* (Fig. 42), die von *L. coronata* vorzugsweise durch das nicht reizbare Staminodium verschieden ist, den Fall einer ausschliefslich auf Fremdbestäubung angewiesenen, protandri-

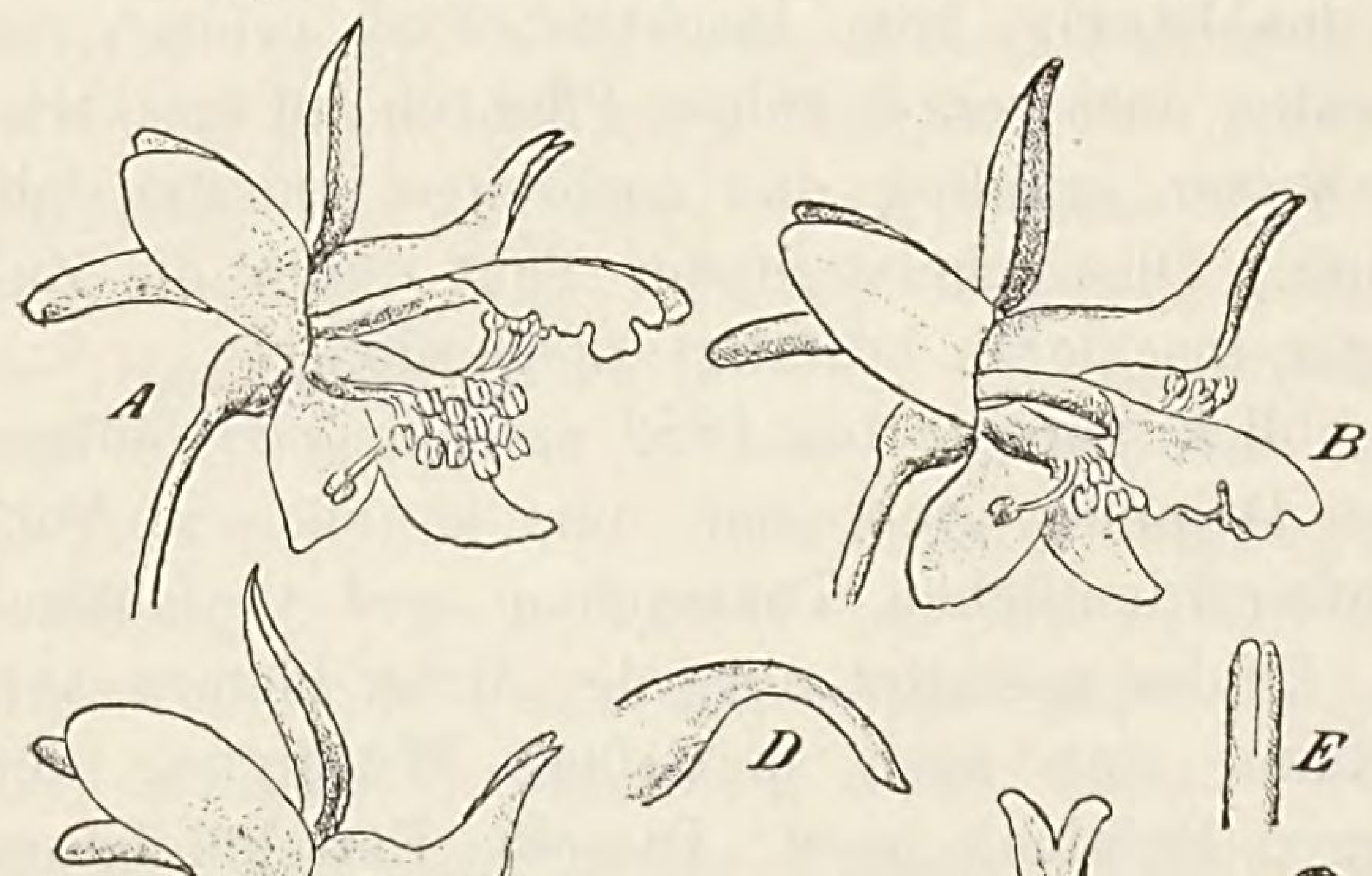


Fig. 43.

Blüte von *Delphinium Staphysagria* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1869).

A. Junge Blüte, in der 3 Staubgefäfse mit geöffneten Antheren sich unter das Dach der Blumenblätter gestellt haben, während ein viertes auf die unteren Kelchblätter zurückgebogen ist. — B. Dieselbe Blüte, nach Herunterklappung der unteren Blütenblätter. — C. Ältere Blüte; alle Staubgefäfse sind verstäubt und zurückgebogen; an ihre Stelle sind die Griffel mit entwickelten Narben getreten. — D. Fruchtknoten und Griffel aus einer jungen Blüte. — E. Die Spitze desselben Griffels. — F. Fruchtknoten und Griffel aus einer älteren Blüte. — G. Narbe derselben von oben gesehen.

schen Blüte, in der sich nach dem Ausstäuben der Antheren das Filament nach oben umbiegt, und die inzwischen reif gewordene Narbe auf dem nun verlängerten Griffel genau die Stelle einnimmt, wo früher die Antheren standen. Die besuchenden Insekten, die in jüngeren Blüten sich an der Anthere mit Pollen behafteten, müssen denselben notwendigerweise an der Narbe älterer Blüten absetzen. Ein ähnlicher Platzwechsel zwischen Antheren und Narbe findet auch bei *Delphinium Staphysagria* (Fig 43) statt. Ein ausgezeichnetes Beispiel einer protogynen Dichogame fand Hildebrand in der Kalykanthacee *Chimonanthus fragrans* (Fig. 44), in deren hängenden Blüten aufserdem eine spontane Bewegung der Staubgefässe behufs Vermeidung von Selbstbestäubung eintritt. Letztere wird bei anderen Pflanzen, wie z. B. bei *Morina elegans* (Fig. 45) im Falle ausbleibenden Insektenbesuches dadurch erreicht, dass sich durch nachträgliche Griffelkrümmung die Narbe auf die pollenbedeckten Antheren legt. Bei der durch einen reizbaren Narbenlappen ausgezeichneten *Utricularia vulgaris* (Fig. 46), deren Blüteneinrichtung schon früher von Buchenau (s. p. 141) beschrieben wurde, streckt sich der Lappen anfangs einem in die Blüte einfahrenden, mit Pollen einer vorher besuchten Blüte beladenen Insekt entgegen und wird dabei mit Pollen versorgt; hieraus streift der Besucher an die Antheren der Blüte und saugt den Nektar des Sporns. Inzwischen hat infolge der Berührung der reizbare Narbenlappen

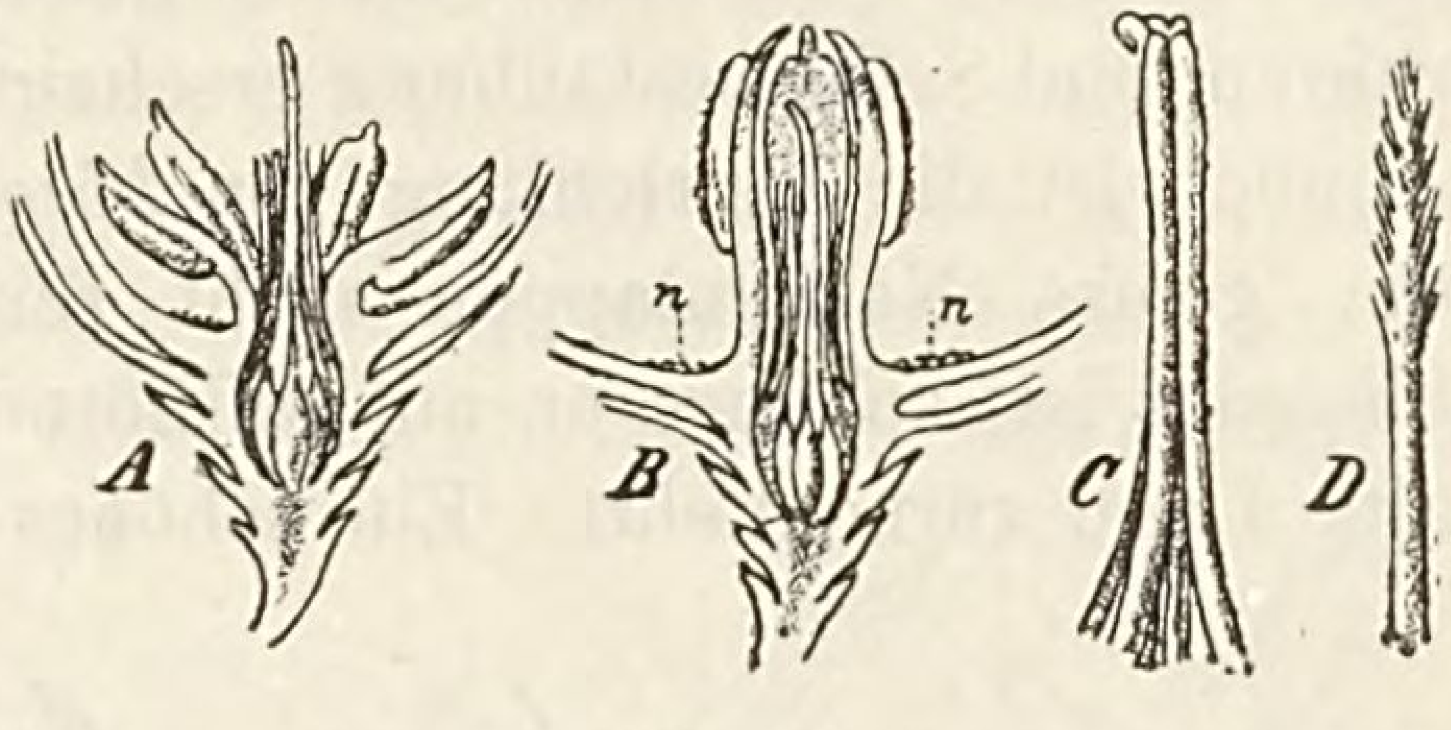


Fig. 44.
Protogynie der Blüte von *Chimonanthus fragrans* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1869).
A. Längsschnitt durch eine eben aufgesprungene Blüte (die inneren Kelch- und Kronblätter sind nur teilweise gezeichnet). B. Längsschnitt durch eine ältere Blüte; die Staubgefäfse bilden um die nunmehr bestäubte Narbe rings einen Verschluss; bei *n* Nektarium auf der Oberseite der Blumenblätter. — C. Spitzen der Griffel mit eng aneinanderliegenden Narben. — D. Abortiertes Staubgefäfs mit narbenähnlicher Spitze.

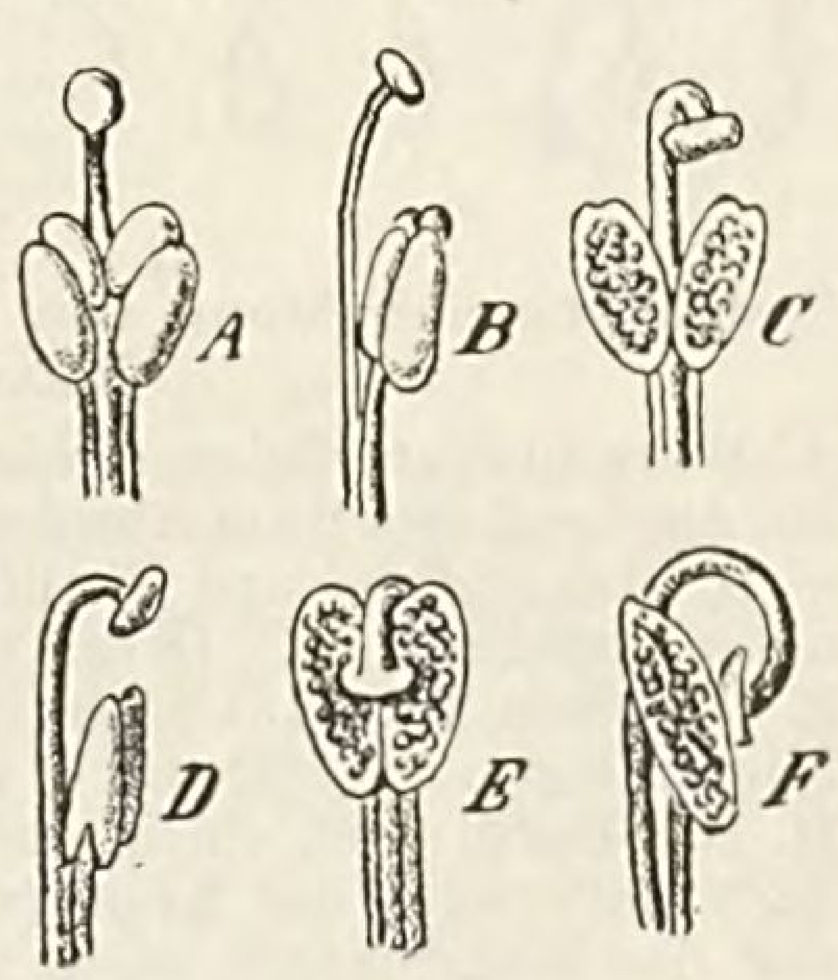


Fig. 45.
Geschlechtsteile von *Morina elegans* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1869).
A. Staubgefäfse und Griffel aus einer noch nicht geöffneten Blüte von vorn. — B. Desgl. von der Seite. — C. Desgl. aus einer eben geöffneten Blüte von vorn. — D. Desgl. von der Seite — E. Dieselben Teile aus einer älteren Blüte von vorn; der Griffel hat sich mit der Narbe auf die Antheren gelegt. — F. Dieselben Teile von der Seite.

seine Stellung verändert und neigt sich nun gerade gegen die Oberlippe, der er sich dicht anpresst. Jetzt kann das sich aus der Blüte zurückziehende Insekt unmöglich die Narbe berühren, und Selbstbestäubung erscheint daher völlig ausgeschlossen. Ähnlich ist die Einrichtung von *Pinguicula alpina*, bei der jedoch der grofse Narbenlappen nicht reizbar, sondern nur elastisch biegsam ist, so dass er mit aufhörendem Drucke wieder in seine alte Lage zurückkehrt. Ein schönes Beispiel für Platzwechsel von Antheren und Narbe bietet auch die Gesneriacee *Aeschynanthus speciosus* (nach Bot. Zeit. 1870, S. 665 bis 667), deren stark protandrische Blüten im ersten Stadium (Fig. 47) einen kurzen Griffel mit unentwickelter Narbe besitzen, während die zwei fest miteinander verbundenen Antheren bereits hoch über dem Schlunde der Blumenkrone stehen; später nach dem Ausstäuben der Antheren biegen sich die Filamente um, und der Griffel wächst derart in die Länge, dass die nun entwickelte, plattenförmige Narbe genau an die frühere Stelle der Antheren gebracht wird. Auf diese Weise muss auch in diesem Fall ein mit Pollen jüngerer Blüten behaftetes Insekt unfehlbar die entwickelte Narbe älterer Blüten streifen und dieselbe mit Pollen versorgen.

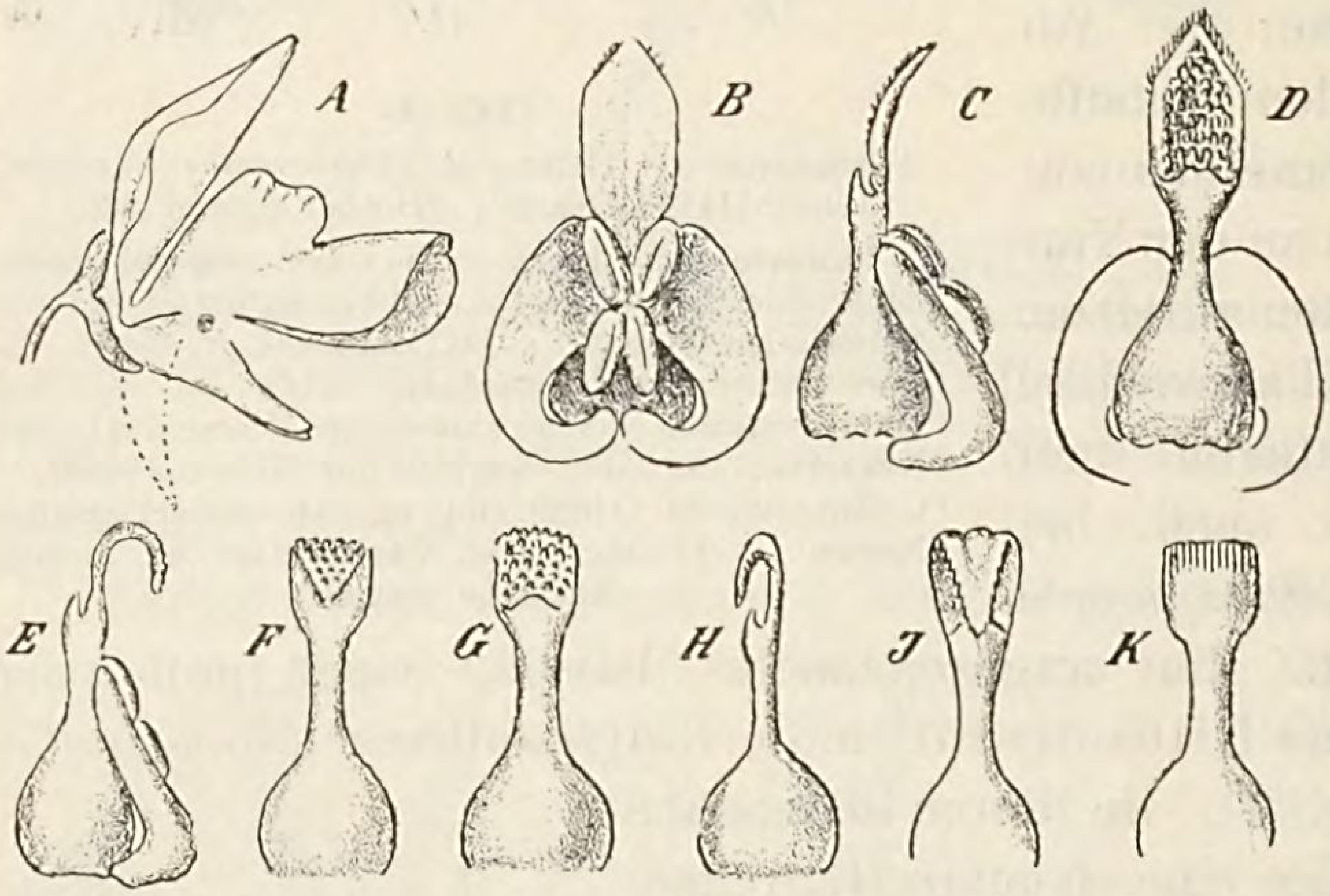


Fig. 46.

Bestäubungseinrichtung von *Utricularia vulgaris* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1869).

A. Blüte in natürlicher Gröfse; die punktierte Linie deutet die Lage an, die der Sporn beim Abwärtsdrücken der Kronenunterlippe einnimmt. — B. Staubgefäfse und Pistill aus einer noch ungeöffneten Blüte von unten gesehen. — C. Desgl. von der Seite. — D. Desgl. von oben. E. Dieselben Teile aus einer eben geöffneten Blüte von der Seite; der Narbenlappen hat sich nach unten gebogen. — G. Desgl. von oben. — H. Das Pistill nach einem auf den Narbenlappen ausgeübten Reiz und nach Entfernung der Krone (von der Seite); der Narbenlappen hat sich, von der Blumenkrone nicht mehr gehindert, stark nach oben umgeschlagen. — I. Desgl. von oben. — K. Desgl. von unten.

Durch genaue, zuverlässige Untersuchung und Beschreibung derartiger instruktiver Beispiele von Blütenkonstruktionen hat

Hildebrand aufserordentlich viel zu besserem Verständnis blütenbiologischer Fragen bei den zeitgenössischen Botanikern beigetragen. Andere seiner Arbeiten wie die über Geschlechterverteilung (1867), über *Kompositen* (1870), *Gramineen* (1872), über die Farben der Blüten (1879), über die Saftdrüsen der *Kruciferen* (Pringsh. Jahrb. XII, 1881) sind mehr zusammenfassender Natur. Grofse Verdienste erwarb er sich auch durch seine ausführlichen Berichte über Arbeiten Delpino's (Bot. Zeit. 1867 und 1870), sowie über die Versuche Darwin's (Bot. Zeit. 1868) und Beobachtungen Fritz Müller's (Bot. Zeit. 1868 u. 1870). Mit den drei letzteren Forschern stand Hildebrand in regem wissenschaftlichem Verkehr, und viele seiner Beobachtungen wurden auch von ihnen bei weiteren Studien verwertet, wie er selbst umgekehrt die Bestäubungsversuche Darwin's an heterostylen Pflanzen mit gröfstem Eifer fortsetzte. Die neuere, physiologisch-experimentelle Richtung der Blütenbiologie hat in Hildebrand ihren ersten Vertreter. Da die durch seine Untersuchungen herbei geführten wissenschaftlichen Fortschritte schon früher erörtert sind (s. p. 110, 112, 117, 125, 134—39, 145—150, 155—59, 215, 219, 238—41), darf hier auf diese Ausführungen verwiesen werden. Im Allgemeinen richteten sich Hildebrand's Arbeiten nicht so sehr auf die spekulative Seite der Forschung, als auf die erfahrungsmäfsige Feststellung von Thatsachen, und gerade durch die Zuverlässigkeit und Genauigkeit seiner Beobachtungen hat er auch der Theorie die wesentlichsten Dienste geleistet. Hier zeigt es sich wieder, dass Hypothese und exakte Beobachtung zusammenwirken müssen, wenn ein naturwissenschaftliches Gebiet neuen Aufschwung erfahren soll.

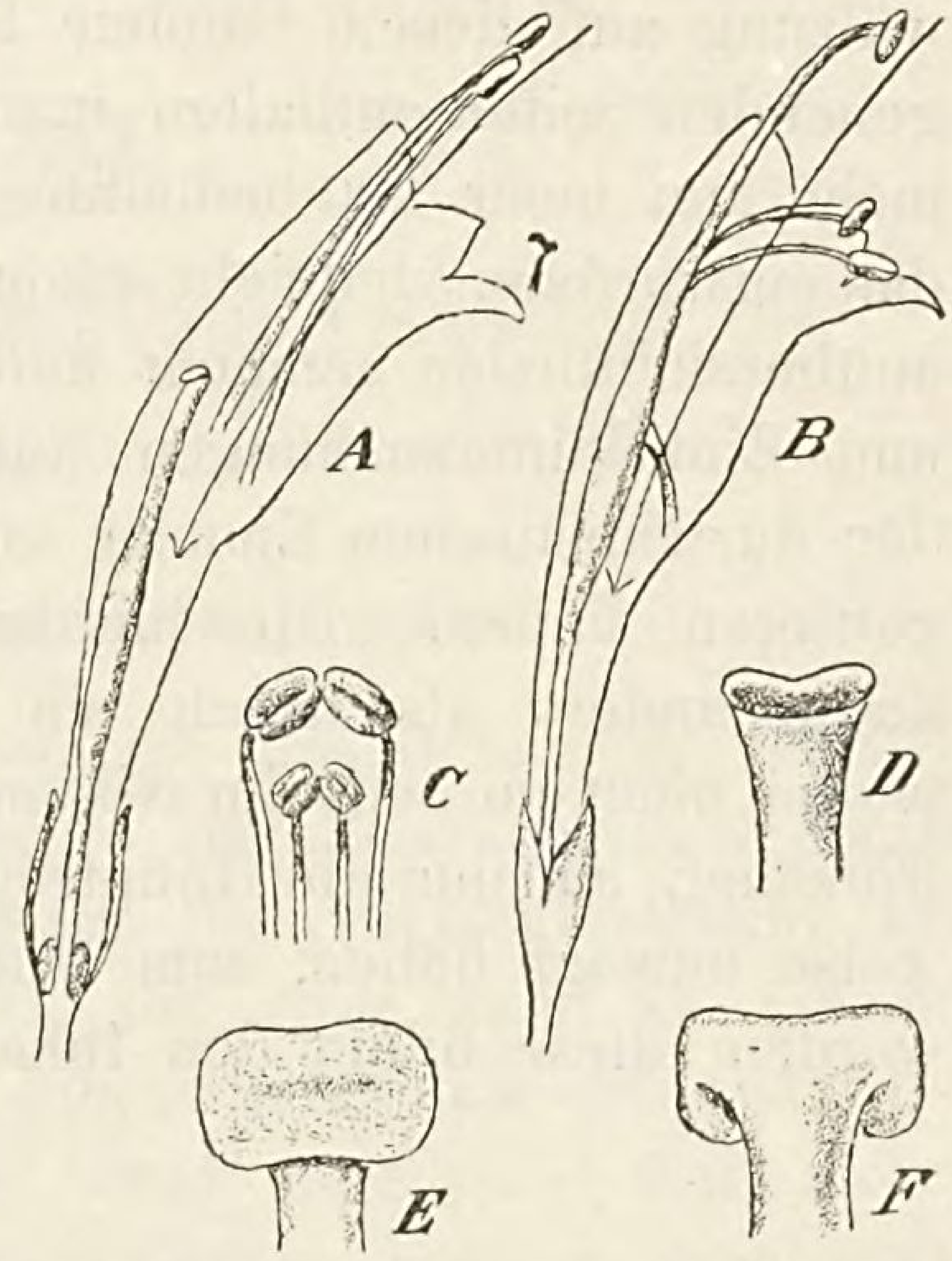


Fig. 47.
Blüte von *Aeschynanthus speciosus* (nach Hildebrand, Botan. Zeitung 1870).
A. Längsschnitt durch eine junge Blüte. — B. Desgl. durch eine ältere Blüte. — C. Antheren aus der jungen Blüte. — D. Griffelspitze aus derselben Blüte. E. Griffelspitze mit entwickelter Narbe aus einer älteren Blüte von vorn. — F. Dieselbe von hinten.

Diese gegenseitige Ergänzung zwischen den Forschungen

Darwin's, Hildebrand's, Delpino's, Hermann und Fritz Müller's ist ein rühmenswerter Zug jener mit den ersten Arbeiten Darwin's beginnenden und mit seinem Tode abschliefsenden Epoche der Blütenbiologie, die als die darwinistische bezeichnet werden darf. —

Freilich waren es jene als Fünfgestirn in der Geschichte der Blumenforschung glänzenden Männer nicht allein, die eine Umwälzung auf diesem Gebiete herbeiführten, und auch die vorausgehenden Seiten enthalten manchen Namen, dessen Träger später mehr und mehr als bedeutungsvoll hervortrat. Es würde jedoch das entworfene, vielleicht schon zu detaillierte, historische Bild noch unübersichtlicher gemacht haben, wenn darin alle die Sonderwege und Einzeluntersuchungen aufgenommen worden wären, die in der darwinistischen Epoche zur Förderung der Blütenbiologie beigetragen haben. Die hierdurch entstandene Lücke lässt sich kaum anders als durch ein summarisches Verfahren ausfüllen, wobei nicht so sehr die wissenschaftliche Thätigkeit der einzelnen Forscher, als nur die Hauptrichtungen, in denen sie sich gruppenweise bewegt haben, zum Mittelpunkt der Darstellung genommen werden; diese bildet den Inhalt des nächstfolgenden Kapitels.

Kapitel VII.

Ausbau auf den verschiedenen Gebieten der Blütenbiologie bis zum Jahre 1882.

1. Allgemeine Blüteneinrichtungen.

Als eine der exaktesten, durch die Ausbildung der Untersuchungsmethoden und die Fortschritte der Beobachtungstechnik am meisten geförderten Hilfsdisciplinen der Blumenforschung ist die Blütenanatomie zu betrachten, die zwar nicht als gesondertes Gebiet von der allgemeinen Pflanzenanatomie trennbar erscheint, aber doch vielfach — und zwar in neuerer Zeit mehr und mehr — mit speziell blütenbiologischen Fragen durchsetzt wurde. Vorzugsweise bilden die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Nektarien, der Antheren und der Pollenzellen, des Griffel- und Narbengewebes u. a. Grenzgebiete, auf denen sich anatomische und biologische Forschung zur Lösung der Probleme die Hand reichen müssen. Auf diesem Felde ist von seiten der Blütenbiologen als einer der ersten W. J. Behrens vorangegangen, dessen Arbeit über „die Nektarien der Blüten" (Flora 1879) eine Reihe neuer und grundlegender Gesichtspunkte für die anatomische und biologische Charakteristik der honigsecernierenden Gewebe aufstellte. Auch führte er den Nachweis, dass nicht selten da, wo die gewöhnlichen Mittel der blütenbiologischen Forschung versagen, erst die histologisch-mikrochemische Untersuchung über den Ort der Nektarabsonderung richtigen Aufschluss gewährt. So stellte er z. B. für *Lloydia*, bei der H. Müller Honig auf einer fleischigen Leiste am Grunde der Perigonblätter gefunden hatte, den wahren Sitz der Honigsektretion in den inneren und äufseren Drüsen (Septaldrüsen Brongniarts) des Fruchtknotens fest. Ebenso klärte er endgiltig die Frage nach der Nektarienbildung von

Parnassia auf, deren Staminodien auf ihrer Innenseite aus zahlreichen Saftventilen Honig absondern, während die am Rande der genannten Organe stehenden, gestielten Knöpfchen honiglose Scheinnektarien darstellen. Eine gleichzeitig mit der Abhandlung von Behrens erschienene, umfangreiche Arbeit von Gaston Bonnier (1879) über die Nektarien enthielt neben einigen leicht zu widerlegenden Irrtümern — so z. B. über das Fehlen der Honigsekretion bei *Melittis Melissophyllum* — auch eine sehr abfällige Kritik der Sprengel-Müllerschen Blumentheorie und fand daher bei den Blütenbiologen der darwinistischen Richtung keine Würdigung. Um gerecht zu sein, darf jedoch nicht verschwiegen werden, dass der Verfasser zahlreiche neue Beobachtungen über den morphologischen Sitz der Nektarien, über die Verbreitung von zuckerführenden Geweben in den Basalteilen honigloser Blüten wie *Hypericum*, *Helianthemum*, *Chelidonium*, *Papaver*, *Cyclamen*, *Tulipa*, *Anemone*, *Solanum* u. a., Versuchsergebnisse über die physiologischen Bedingungen der Honigsekretion, sowie Angaben über die Zunahme der letzteren bei Blüten in Hochgebirgen (Pyrenäen) und hochnordischen Gebieten mitteilt, die jedenfalls Beachtung verdienen. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nektarien lieferten Trelease („Nectar what it is and some of its uses", Washington 1879) z. B. für *Gossypium herbaceum*, Poulsen, der besonders den extrafloralen Nektarien seine Aufmerksamkeit zuwandte, Wittmack, der bei Gelegenheit systematischer Studien über die *Marcgraviaceen* (in der Flora brasiliensis) die schon von Delpino erwähnten, extrafloralen Honigbehälter dieser Pflanzengruppe (Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1879, Sitzungsb. p. 41—50; Kosmos II, 1879) näher beschrieb, W. P. Wilson („The Causes of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries" in Unters. aus d. botan. Instit. Tübingen, Bd. I. p. 1—23), dessen physiologische Untersuchungen sich auf die osmotische Wirkung der auf der Oberfläche der Nektarien vorhandenen Zuckerlösung richteten, Ottavi („Nota sull' impollinazione dei fiori delle vite" Rivista di Vinicultura ed Enologia IV, p. 209—213), der ebenso wie Delpino (Rivista Botanica dell' anno 1880. Milano 1881, p. 40, 41) bei *Vitis* Honigsekretion aus fünf hypogynen Drüsen feststellte u. a.

Bei dem Zusammenhange zwischen dem anatomischen Bau der Antheren und ihrer Dehiscenz, die eine bestimmte Art der Pollenaufladung auf den Körper der Bestäuber bedingt oder unter anderen Umständen der Selbstbestäubung dienstbar ist, haben auch

Untersuchungen über Antherendehiscenz blütenbiologisches Interesse. In dieser Richtung geben jedoch die älteren Arbeiten, wie z. B. die von Chatin (De l'anthère, Paris 1870) wenig oder gar keine Andeutungen. Ein Zusammenhang zwischen dem anatomischen Bau der Filamente und ihren Bewegungen wurde z. B. von Askenasy in einer Abhandlung über die explodierenden Staubgefäfse von *Pilea* und *Urtica* (Verh. d. Naturh. Med. Ver. zu Heidelberg II, p. 273—282) nachgewiesen. Mehr Beachtung fand die anatomische Beschaffenheit der Pollenzellen, da eine glatte Exine für Windblüter, eine mit Stacheln, Warzen und dergl. versehene für insektenblütige Pflanzen, und das Fehlen der Exine für gewisse hydrophile Gewächse charakteristisch ist. So machte u. a. Bennett („On the Form of Pollen-grains in Reference to the Fertilisation of Flowers" Nature X, 1874) darauf aufmerksam, dass bei der blumenblatt- und nektarlosen *Pringlea antiscorbutica* von Kerguelenland die Windblütigkeit auch in der Beschaffenheit der glatten, kugligen, kleinen Pollenkörner dieser Pflanze Ausdruck findet. Gröfsere, zusammenfassende Arbeiten über die Pollenbeschaffenheit mit Rücksicht auf blütenbiologische Einrichtungen wurden erst in neuerer Zeit z. B. von H. Fischer, Oetker und anderen unternommen. Endlich ist darauf hinzuweisen, dass die histologische Untersuchung des Pollens bei Fragen über Adynamandrie, Hybridität, heterostyle Pflanzen und Sexualeinrichtungen überhaupt von gröfstem Werte ist.

Die anatomische Beschaffenheit des Narbengewebes, die mit der Art der Bestäubung in enger Beziehung steht und daher für jede in ihrer Blumeneinrichtung unbekannte Pflanzenspecies ermittelt werden muss, wurde im Anfang der siebziger Jahre durch J. Reinke (Über den Bau der Narbe. Nachr. d. königl. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen 1874, p. 464—468) und ausführlicher durch Behrens (Inaug. Dissert., Göttingen 1875) untersucht. Als Fang- und Sekretionsorgane können sowohl höcker- oder papillenartige Kutikularbildungen (z. B. bei *Borragineen*) oder aufquellende Partien des Narbengewebes (*Rosa*, *Delphinium*), ferner Cylinder- oder Prismenepithelien und endlich sehr mannigfach entwickelte, ein- oder mehrzellige Papillen dienen. Die einfachste Form des letztern Typus bilden die Faden- und Federnarben der windblütigen *Gramineen* und *Cyperaceen*, bei denen die Narben oder Narbenäste aus wenigen, parallelen Zellen gebildet werden, deren obere Enden sich mehr oder weniger rechtwinklig von der Längsachse

des Organs abheben und als Papillen hervortreten. Weitere Mitteilungen über den Bau der Narben brachte eine Arbeit von G. Capus (Anatomie du tissu conducteur. Paris 1879), der auch den in der Nähe der Narbe bisweilen vorhandenen Fegeapparat (z. B. bei *Campanula*, *Kompositen* u. a.) in den Kreis der Betrachtung zog. Für die *Kompositen* hatte übrigens die früher erwähnte Abhandlung Hildebrand's über die Geschlechtsverhältnisse dieser Familie (Dresden 1869) bezüglich der Formen und der Verteilung des Fegeapparates, sowie der Narben, viel gründlichere und biologisch zutreffendere Ausführungen gebracht, als sie Capus unter Anlehnung an ältere Autoren giebt.

Das die Narbe einschliefsende Indusium der *Goodeniaceen*, dessen verschiedene Formen durch G. Bentham (Note on the Stigmatic Apparatus of Goodenoviae, Journ. Linn. Soc. Bot. X, p. 203—206) 1869 beschrieben waren, wurde von Fr. Müller bei *Scaevola* (Bot. Zeit. 1868, p. 114, 115), von Delpino (1868—1869) aufserdem bei *Dampiera*, *Goodenia*, *Leschenaultia* und *Velleja* (Ulter. osserv. I. p. 91—98), von Hildebrand (s. p. 157) bei *Goodenia grandiflora* (Bot. Zeit. 1870, p. 635, 636), von Darwin (Gard. Chronicle 1871, p. 1166) bei *Leschenaultia formosa* als Sammelbecher für Aufnahme und Abgabe von Pollen erkannt. Die genannten Arbeiten von Reinke, Behrens und Capus beschäftigten sich ferner mit dem anatomischen Bau des Griffels und speciell mit dem secernierenden Gewebe, das im Umkreis des Griffelkanals oder beim Fehlen eines solchen im Griffelgewebe selbst liegt und die Leitung der Pollenschläuche von der Narbe zu der Mikropyle der Samenknospe zu vermitteln hat (Leitungsgewebe). Hieran schlossen sich die Untersuchungen von M. Dalmer (Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XIV., p. 530—562), der den Nachweis erbrachte, dass auch die Placenten, der Funiculus und die Integumente mit secernierendem Gewebe ausgestattet sein und die Aufgabe der Pollenschlauchleitung übernehmen können. Bei den *Gymnospermen* wurde die Übertragung des Pollens auf die Mikropyle durch Strasburger („Die Bestäubung der Gymnospermen“, Jen. Zeitschrift für Naturw. VI. 1871, p. 249—61) von neuem geprüft und das von Delpino (s. oben p. 161) darüber Ermittelte teils weiter ausgeführt, teils berichtigt.

Die Befruchtungsvorgänge, die auf den Akt der Bestäubung folgen und sich zwischen Pollenschlauch und Eizelle

(s. p. 67—72) abspielen, gehören zwar nicht in das Forschungsgebiet der Blütenbiologie; allein die über sie seit den siebziger Jahren angestellten neueren Untersuchungen haben allmählich die Anschauungen über das Wesen der Sexualität, die Parthenogenesis, die Erscheinungen des Hybridismus, die Übertragung der elterlichen Anlagen auf die Nachkommen u. a. derartig verändert, dass ein kurzer Hinweis auf diesen Umschwung in dieser historischen Skizze nicht zu umgehen ist. Derselbe wurde vorzugsweise durch die zahlreichen und ausgedehnten, mit vorangehenden Resultaten der Zoologie übereinstimmenden Forschungen Strasburger's (Die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena 1879; Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena 1880; Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884 und mehrere später erschienene Schriften) und anderer Beobachter, wie Elfving, Treub, Juranyi, Goroschankin, Guignard herbeigeführt; das wesentlichste Ergebnis bestand in der zweifellos festgestellten Thatsache, dass bei dem Befruchtungsakt der Blütenpflanzen zwei echte, an sich gleichwertige Zellkerne: der männliche Spermakern und der Eikern der weiblichen Sexualzelle miteinander zum Embryonalkern sich vereinigen, aus dessen Weiterteilungen dann alle übrigen Zellkerne und Zellen der späteren aus dem Embryo hervorgehenden Pflanze ihren Ursprung ableiten. Dadurch war auch der Boden für eine neue Befruchtungstheorie gewonnen, deren Grundlinien Strasburger in der zuletzt angeführten Schrift (p. 77—170) mit aller Vorsicht des induktiven Forschers zog. Die bei Darwin noch als dunkel und rätselhaft erscheinenden „Sexualanlagen“ hatten jetzt in den Sexualkernen mit bestimmter morphologischer und substanzieller Differenzierung eine greifbare, der direkten Beobachtung zugängliche Gestalt gewonnen! Von der Befruchtungstheorie Strasburgers her werden voraussichtlich künftige Untersuchungen über Fremd- und Selbstbestäubung, über heterostyle Pflanzen, über Geschlechterverteilung und sexuelle Variation in neue Bahnen einlenken, mit deren Festlegung allerdings die gegenwärtige Forschung noch nicht zum Abschlufs gekommen ist, so dass eine historische Darstellung derselben zur Zeit unthunlich erscheint. Nur ein wichtiges Ergebnis, das Strasburger schon 1878 aus seinen Untersuchungen zog, mag als historisch bedeutungsvoll angeführt werden. Es betrifft die Parthenogenesis von *Caelebogyne* (*Alchornea*) *ilicifolia*, über die

seit den Untersuchungen Brauns (s. p. 90, 91) eine bestätigende Fortsetzung durch Hanstein (in dessen Botan. Abhandlungen Bd. III. Heft 3, p. 1—56) im Jahre 1877 erschienen war. Strasburger („Über Polyembryonie", Jen. Zeitschr. f. Natur. XII. 1878) zeigte nun, dass dieser Fall in dem Auftreten von sogenannten Adventivembryonen, z. B. bei *Funkia ovata*, *Allium fragrans*, *Evonymus latifolius*, *Citrus*-Arten u. a., ein Analogon findet, wobei einzelne dem Embryosack benachbarte Nucellarzellen in jenen hineinwachsen und abgerundete, durch Zellteilung sich vermehrende Körper herstellen, aus denen ohne direkten Einfluss von Befruchtung Adventivkeime hervorgehen. Bei *Caelebogyne* verdrängen die wuchernden und zum Adventivembryo auswachsenden Nucellarzellen den desorganisierten Eiapparat, sodass dieser Fall nur durch das Unterbleiben der Befruchtung von dem vorigen verschieden, ihm aber in dem Auftreten der von der Befruchtung unabhängigen Adventivkeime durchaus ähnlich ist. Hierdurch wird bewiesen, dass die Keimerzeugung von *Caelebogyne* überhaupt nicht die wahre, bei niederen Tieren wie Daphniden und Rotiferen verbreitete und im Pflanzenreich auf einige Thallophyten wie *Chara crinita* beschränkte Parthenogenesis ist, bei der eine Fortentwickelung des unbefruchtet bleibenden Eikerns stattfindet; vielmehr stellt sie sich als ein Vorgang der ungeschlechtlichen Vermehrung ähnlich dem der Apogamie mancher Farne oder der Viviparie in Grasährchen dar.

Erst durch die Untersuchungen Darwin's über Kreuzung und Selbstbefruchtung (1876), sowie über die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen der nämlichen Art (1877) war der zwischen den Sexualeinrichtungen aller Art bestehende enge Zusammenhang aufgedeckt. Unter letzteren sind hier nicht nur Geschlechterverteilung und Sexualvariation, sondern überhaupt alle in der Natur der Sexualorgane liegenden Eigenschaften und Zustände derselben zu verstehen, durch welche eine bestimmte Art der Bestäubung befördert oder verhindert wird, also z. B. auch die Einrichtungen der Heterostylie, Dichogamie, Kleistogamie, desgleichen die mit der Erzeugung von Nachkommenschaft unmittelbar verknüpften Zustände der Selbststerilität, Selbstfertilität, Adynamandrie, sowie das sexuelle und sonstige Verhalten der Nachkommen aus den verschiedenen Verbindungen zwischen Sexualzellen derselben Blüte, zwischen verschiedenen Blüten desselben Stockes, ungleicher Stöcke derselben Species oder endlich auch zwischen verschiedenen

Species. Es kommen daher auf dem in Rede stehenden Gebiete neben den allgemeinen Ergebnissen der hybridologischen Forschung*) in zahlreichen Fällen auch Bestäubungs- und Kulturversuche in Betracht, bei denen Biologie, Experimental-Physiologie und praktische Pflanzenzüchtung zur Lösung der Aufgaben einander in die Hände arbeiten müssen. Auf einem so ausgedehnten Gebiete konnte erst im Laufe längerer Zeit ein erspriefsliches Gesamtergebnis erwartet werden, da überall die Einzelmaterialien herbeigeschafft und neue Beobachtungsreihen begonnen werden mussten. An Beiträgen in dieser Richtung hat es auch in den Jahren von 1876 bis 1882 keineswegs gefehlt. Zumal wurden die von Darwin nur andeutungsweise gestreiften Verhältnisse der Geschlechterverteilung und der Sexualvariation gründlicher beleuchtet. Man begann zahlreiche Einzelfälle zu sammeln und genauer zu beschreiben. So entdeckte Asa Gray bei *Epigaea* (Amer. Journ. of Sc. and Arts. Jul. 1876) vier verschiedene Sexualformen und fand die Andromonöcie von *Diospyros virginiana* u. a.; Warming beschrieb in seinem „Smaa biologiske och morfologiske bidrag“ (Bot. Tidskr. 3. II. 1877) die Polygamie (Triöcie) von *Halianthus peploides* u. a., Hackel (Flora 1879, No. 9—11) die Andromonöcie von *Phalaris*-Arten, Breitenbach (Bot. Zeit. 1878, No. 11) die Triöcie von *Asparagus officinalis*, Magnus (Sitz. d. Ges. naturf. Fr. z. Berlin 1881. No. 9) machte Mitteilungen über die Gynodiöcie von *Succisa pratensis*, Potonié (ibid. 1880, No. 6) über die von *Salvia pratensis*, Errera und Gevaert (Bull. d. l. Soc. Bot. d. Belg. 1878, p. 54—56) über die zwittrigen und weiblichen Formen von *Thymus Serpyllum* und *Plantago lanceolata*, deren Samengewichte sie bestimmten. Umfangreichere Beobachtungen auf diesem Gebiete stellte F. Ludwig an, der die Gynodiöcie mehrerer Arten von *Plantago* (Zeit. f. d. Ges. Naturw. Bd. 52, p. 441—49), vieler *Alsineen* (Bot. Centralbl. 1880, No. 7, 8, 27, 28 u. 33), von *Erodium cicutarium* (ibid. 1881, No. 42) u. a. feststellte und gleichzeitig dem biologischen Verhalten dieser Pflanzen, wie z. B. dem Zahlenverhältnis der weiblichen Individuen zu den zwittrigen in verschiedenen Perioden des Blühens, der Fruchtbarkeit der weiblichen Blüten, der Dichogamie der Zwitterform, der Abänderungen der Blumengröfse u. a. seine Aufmerksamkeit zuwandte. Neue hierhergehörige Fälle wurden auch von Del-

*) Hinsichtlich derselben ist auf das Werk von Focke: Die Pflanzen-Mischlinge, Berlin 1881, zu verweisen.

pino und besonders von H. Müller entdeckt und beschrieben, die zugleich Theorien über die Entstehung der Geschlechterdifferenzierung aufstellten (s. oben p. 266 ff. u. 276). Höchst wertvolle Aufschlüsse über die Sexualverhältnisse eines Kulturbaumes lieferten die Untersuchungen von Graf Solms-Laubach und Fritz Müller an *Ficus Carica.* Ersterer hatte in der Umgegend von Neapel eingehende Studien über die verschiedenen Blüten- und Fruchtgenerationen des wilden und kultivierten Feigenbaumes, sowie über die Kaprifikation des letzteren angestellt und dadurch die älteren Beobachtungen von Gallesio, Gasparrini und Cavolini teils erläutert, teils wesentlich berichtigt („Die Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaumes", Göttingen 1882). Der wilde Feigenbaum (Caprificus, ital. profico) mit harten ungenieſsbaren Früchten trägt Inflorescenzen mit zweierlei Blüten: 1. männliche, 2. der Anlage nach weibliche Blüten, die jedoch gröſstenteils durch den Stich der Feigengallwespe (*Blastophaga grossorum* Grav.) in „Gallenblüten" verwandelt werden; die Blüten ersterer Art nehmen auf der Innenfläche des ausgehöhlten Blütenbodens den Raum nach der Mündung (dem „ostiolum") zu ein und entwickeln sich später als die weiblichen Blüten, die vorwiegend am Grunde des Achsenbechers stehen; die Inflorescenzen sind demnach als protogyn zu betrachten. Der Caprificus erzeugt nun an demselben Stock drei aufeinanderfolgende Generationen von Blütenständen, die nach den aus ihnen hervorgehenden Scheinfrüchten (vulgo Feigen) im Neapolitanischen als „profichi" (lat. orni), „mammoni" (lat. fornites) und „mamme" (lat. cratitires) bezeichnet werden; erstere reifen im Laufe des Juni, die Mammoni im August und September, die Mamme überwintern und gelangen erst im April zur Reife; aus letzteren schlüpfen im Frühjahr die Blastophagaweibchen aus und finden dann die jungen Profichi des Baumes gerade in vollkommener Ausbildung und Empfängnisreife der weiblichen Blüten. Die Tiere zwängen sich mit groſser Kraftanstrengung meist unter Verlust der Flügel zwischen den Verschlussschuppen des Ostiolums in das Innere des Achsenbechers und wandern zwischen den dicht stehenden weiblichen Blüten umher, verweilen aber über jeder Narbe, um von dieser aus durch den Griffel mittels des Legestachels ein Ei in den Fruchtknoten zu befördern, der dann nach kurzer Zeit zu einer Galle anschwillt; das Ei kommt zwischen Nucellus und Integument der Samenknospen zu liegen, die zunächst an Gröſse zunehmen, aber

nach dem Ausschlüpfen der Larve sich auflösen. Ende Juni sind die Profichi reif und die darin geborgenen Insekten entwickelt, deren Weibchen in die inzwischen aufgetretenen Mammoni übergehen. Im Herbst werden letztere von den Mamme abgelöst, in denen die Insektenbrut überwintert, um im Frühjahr wieder den nämlichen Entwickelungscyklus von vorn zu beginnen. Die Profichi enthalten die männlichen Blüten am reichlichsten, und ihre weiblichen Blüten gehen auch dann, wenn sie nicht in Gallen verwandelt werden, ohne Weiterentwickelung zu Grunde, dasselbe geschieht bei den Mamme, die im Herbst auftreten und überwintern; nur in den Mammoni gelangen hier und da einzelne Fruchtknoten neben und zwischen den Gallen zur Ausbildung von reifem Samen, wobei der zur Befruchtung notwendige Pollen aus den spät sich entwickelnden männlichen Blüten der Profichi entnommen und auf einzelne unversehrt bleibende Narben der Mammoni übertragen wird.

Der zahme Feigenbaum unterscheidet sich aufser durch das Weich- und Süfswerden der Scheinfrüchte vor allem dadurch von dem Caprificus, dass er männliche Blüten nur in seltenen Ausnahmefällen, dafür aber zahlreiche empfängnisfähige, weibliche Blüten erzeugt, die durch die Blastophagaweibchen mit Pollen versorgt werden können und dann keimfähige Samen hervorbringen. Auch der kultivierte Baum trägt drei verschiedene Blütenstandgenerationen, von denen die erste, schon im Februar erscheinende („fiori de fico“ oder „grossi“), dadurch ausgezeichnet ist, dass bei ihr die Samenknospe der weiblichen Blüten verbildet ist und eine normale Eiablage des einschlüpfenden Insekts nicht stattfinden kann. Die zweite Blütengeneration, die „pedagnuoli“, erscheint Ende Mai und reift im Sommer. Dringen in diese die aus den Profichi stammenden und mit Pollen beladenen Blastophagaweibchen ein, so findet man in den Blüten weder Stichkanal noch Insektenei, da den Tieren hier der Einstich aus nicht näher ermittelten Ursachen unmöglich gemacht ist. Der auf den Narben abgelagerte Pollen treibt Schläuche, die in normaler Weise Befruchtung bewirken. Die Pedagnuoli bringen in diesem Falle, der dem der Kaprifikation (siehe p. 9) entspricht, keimfähige Samen hervor. Jedoch wächst auch bei Nichtbestäubung die Blütenachse weiter und wird fleischig und süfs, was bei den Perikarpien einiger anderer, nur im weiblichen Geschlecht gezogener Kulturbäume (Palmen, *Pandanus*) ebenfalls vorkommt. Die dritte

Fruchtgeneration des kultivierten Feigenbaums, die „cimaruoli“ werden im Herbst reif oder können gelegentlich auch überwintern; ihre Befruchtung muss, wenn sie überhaupt stattfindet, durch den Pollen der Mammoni erfolgen.

Das hiernach zwischen Caprificus und zahmem Feigenbaum vorhandene Verhältnis wurde von Solms anfangs als das zweier verschiedener Rassen aufgefasst, von denen die eine erst durch Kultur entstanden sei. Fritz Müller (Kosmos, Bd. XI 1882, p. 342—346) zeigte jedoch, dass die beiden Formen wie „Mann und Weib“ zusammen gehören, — eine Ansicht, die schon von Linné vertreten worden war. Physiologisch ist der Caprificus in der That fast rein männlich, da er in zwei Blütengenerationen vollkommen steril ist und nur in den Mammoni einen sehr dürftigen Samenertrag liefert. Seine weiblichen Blüten werden zur Wohnstätte des Gallinsekts, dessen Weibchen aus den Profichi ausschwärmen und deren Pollen teils auf die Narben der fast steril bleibenden Mammoni, teils auf die Pedagnuoli des kultivierten, weiblichen Baumes übertragen, dessen Samenknospen auf diese Weise befruchtet und zur Reife gebracht werden. *Ficus Carica* erscheint hiernach als eine ursprünglich androgyne Art, die sich in zwei Reihen von Stöcken — die eine mit vorwiegend männlichen, die andere mit fast ausschliefslich weiblichen Blüten — gespalten hat; beide Sexualformen sind ferner dadurch verschieden, dass der männliche Baum als die Brutstätte der Bestäuber dem subspontanen Zustande überlassen blieb, während der weibliche während einer zwei- bis dreitausendjährigen Kultur zu zahlreichen Rassen und Unterrassen umgezüchtet wurde, so dass seine ursprüngliche Beschaffenheit sich kaum mit Sicherheit angeben lässt. Nach Solms kommt übrigens im nördlichen Frankreich eine der ursprünglichen Stammform näher stehende Varietät von *Ficus Carica* vor, deren Feigen in ihrem oberen Teile fest und geschmacklos bleiben und hier zahlreiche, wohlentwickelte männliche Blüten nach Art des Caprificus enthalten, in ihrem unteren Teile aber saftreich wie bei gewöhnlichen Feigensorten, wenn auch weniger aromatisch, sind. Auch die von Pontedera und Cavolini erwähnte Erinosyce („fico selvaggio“) stellt eine Mittelform zwischen Caprificus und Feigenbaum dar, da dieselbe im Frühjahr insektenbergende, ungeniefsbare Caprificusfrüchte, im Herbst aber essbare und insektenfreie Feigen erzeugt haben soll. Eine Hauptstütze findet die von Fr. Müller aufgestellte Ansicht auch in der That-

sache, dass bei Aussaat von Feigensamen sowohl Caprificusindividuen als Feigenbaumsämlinge (allerdings schlechter Qualität) erhalten werden. Die Aufzucht aus Samen kommt übrigens bei der Kultur nicht in Anwendung, da man den Feigenbaum der besseren Erhaltung der Sorten wegen nur auf vegetativem Wege durch bewurzelte Ableger vermehrt. Über die Entstehung der Kaprifikation, die ursprünglich zur Erziehung guter Kultursorten nach Solms notwendig gewesen sein muss, sagt derselbe (a. a. O., p. 42—43): „Varietäten des ursprünglichen Baumes mit weichem, pulpösem und süfsem Gewebe des Blütenbodens haben vermutlich zuerst als Nahrung Verwendung gefunden. Indem man dieselben mit Anwendung unwillkürlicher Zuchtwahl vermehrte und der Bequemlichkeit halber in der Nähe der Wohnung erzog, entfernte man sie von ihren Stammesgenossen. Sobald nun die Zunahme der Sukkulenz den Insekten den Ausweg verschloss, war der Baum hinsichtlich seiner Blütenbestäubung auf zufällige Infektion durch Tiere verwiesen, die ihre Entwickelung in den Früchten anderer Individuen vollendet hatten und aus diesen den Pollen mitbrachten. Da nun die Insekten träge sind und wenig weitfliegen, so war mit einem geringen Grad der Isolierung des Baumes bereits eine grofse Schädigung seiner Fruchtbarkeit verknüpft. Die jungen Feigen mussten alle oder doch grofsenteils abfallen. Aber freilich konnte dem, wenn der Grund davon erkannt war, abgeholfen werden; man hatte ja blofs für das Vorhandensein der Insekten zu sorgen, man hatte zu kaprificieren.“ Später scheint dann durch die fortgesetzte Kultur der weibliche Baum die Eigenschaft erlangt zu haben, seine Früchte auch ohne Kaprifikation reifen zu können.

Der systematischen Verwandtschaft und geographischen Verbreitung nach gehört *Ficus Carica* zu einer Gruppe sehr eng verbundener Arten (wie *F. geraniifolia* Miq., *F. serrata* Forsk., *F. virgata* Roxb. u. a.), die gegenwärtig teils in Südpersien, Belutschistan und im Pendjab, teils in Arabien und Abessynien einheimisch sind, und sämtlich von der nämlichen Gallwespe (*Blastophaga grossorum* Grav.) bewohnt werden. Die europäische Art bildet unter dieser Gruppe einen am meisten nach Westen vorgedrungenen Vorposten, da sie bereits, wie aus fossilen Funden (in Toscana, bei Montpellier, bei La Calle unweit Paris) hervorgeht, während der quaternären Epoche in Europa vorhanden war und damals einen gröfseren Verbreitungsbezirk hatte, als das heutige Kulturgebiet der Pflanze umfasst. Aus allen diesen Thatsachen im

Zusammenhange mit dem blütenbiologischen Verhalten von *Ficus Carica* zog nun Graf Solms eine Reihe weiterer Schlüsse, die nicht nur für die Geschichte jener Art, sondern für die der europäischen Kulturpflanzen überhaupt die gröfste Bedeutung haben. Diese Untersuchungen bilden ein vortreffliches Beispiel für die enge Verknüpfung der blütenbiologischen Forschung einerseits, sowie der Systematik, der Pflanzengeographie und Pflanzengeschichte andrerseits, die im Falle von *Ficus Carica* bei der Lösung der Probleme erst durch gegenseitige Hilfe vorwärts gekommen sind. Ohne die von Darwin auf biologischem Gebiet geschaffene Grundlage wäre eine innige, harmonische Durchdringung der verschiedenen Forschungsrichtungen völlig unmöglich gewesen.

Aufser der Geschlechterverteilung fanden auch andere Sexualeinrichtungen in dem uns hier beschäftigenden Zeitraum nähere Untersuchung. So zunächst die Heterostylie, über deren Entstehung Darwin (s. oben p. 229) die Vermutung ausgesprochen hatte, dass die langgriffligе Form als die ihren Charakter mit gröfserer Konstanz vererbende auch als ursprünglicher Typus zu gelten habe. Nun hatte W. Breitenbach schon 1877 bei *Primula elatior* das Auftreten von gleichgriffligen Blüten an Exemplaren der lang- oder kurzgriffligen Form nebst einigen anderen Abweichungen beobachtet und darüber an Darwin (s. „Die verschied. Blütenformen“, p. 31 u. 236) berichtet. In einer späteren Mitteilung (Bot. Zeit. 1880, p. 687—692) wurden folgende Variationen angegeben: 1. Langgrifflige und kurzgrifflige Blüten auf derselben Dolde (14 Fälle), 2. langgrifflige und gleichgrifflige Blüte auf einer Dolde (21 Fälle), 3. kurzgrifflige und gleichgrifflige Blüten auf einer Dolde (5 Fälle), 4. langgrifflige, kurzgrifflige und gleichgrifflige Blüten auf einer Dolde (2 Fälle), 5. nur gleichgrifflige Blüten auf einer Dolde (1 Fall). Im Ganzen waren unter 2077 Blüten an 432 Dolden 1192 langgrifflig, 852 kurzgrifflig und 33 gleichgrifflig. Das Auftreten der homostylen Form deutete Breitenbach als Rückschlag auf die Stammform, wofür nach seiner Ansicht nicht nur das Auftreten zahlreicher gleichgriffliger Species in der Gattung *Primula* und die von ihm beobachtete homostyle Abänderung bei einer sonst heterostylen Art, sondern auch die Thatsache spricht, dass in jüngeren Entwickelungsstadien der Blüte Narben und Antheren in gleicher Höhe stehen. Allerdings liefs Breitenbach die morphologischen und physiologischen Eigenschaften des Pollens bei der von ihm aufgefundenen Variation

aufser Betracht, so dass eine Vergleichung mit den normalen lang- und kurzgriffligen Blüten und eine vollständige Beurteilung des Falles nicht möglich erscheint. Auch warf H. Müller in einer Bemerkung zu Breitenbach's Aufsatz (Bot. Zeit. 1880, p. 733, 734) diesem vor, dass er die von Darwin geltend gemachten Momente nicht gewürdigt habe. Trotzdem ist die Annahme einer gleichgriffligen Stammform nicht ohne weiteres abzuweisen, zumal nicht feststeht, welche physiologischen Eigenschaften die Sexualzellen beiderlei Art in den von Breitenbach beobachteten, gleichgriffligen Blüten gehabt haben. Wahrscheinlich ist es allerdings, dass die Sexualorgane der gleichgriffligen Blüten z. B. auf langgriffligen Exemplaren auch die Eigenschaften letzterer besitzen werden, desgl. die neben kurzgriffligen Blüten vorkommenden, gleichgriffligen Blüten den physiologischen Charakter der kurzgriffligen Form. Welchen Charakter aber die gleichgriffligen Blüten auf Exemplaren hatten, die gleichzeitig kurz- und langgrifflige Blüten trugen, lässt sich nicht ohne weiteres sagen, da sich kaum annehmen lässt, dass sie wie die von Darwin untersuchten, gleichgriffligen Varietäten von Primula (s. oben) etwa die Eigenschaften der lang- und kurzgriffligen Form in sich vereinigten.

Eine genaue, bildliche Darstellung der Heterostylie von *Primula elatior* und *Lythrum Salicaria* gab Kny auf seinen Wandtafeln mit erläuterndem Text (Abteil. IV. Berlin 1880).

Ebenso wie die Entstehung der Heterostylie ist auch ihr Verhältnis zur Diöcie als eine offene Frage zu bezeichnen. Darwin (s. „Über die verschied. Blütenform.", p. 223) neigte zu der Ansicht, dass die heterostylen Pflanzen keine Neigung zum Diöcischwerden besitzen, zumal da er gefunden hatte, dass die langgrifflige Form — also die in ihrer Sexualausbildung mehr weiblich erscheinende — bei Bestäubung mit Pollen der kurzgriffligen in der Regel einen geringeren Samenertrag ergiebt als die kurzgrifflige und mehr männliche bei Bestäubung mit Pollen der langgriffligen Form. Auch bei den trimorphen Pflanzen ist nach Darwin keine deutliche Tendenz zum Diöcischwerden zu bemerken. Andrerseits sagt er (a. a. O.): „Obgleich kein Grund zu der Annahme vorliegt, dass heterostyle Pflanzen regelmäfsig diöcisch werden, so bieten sie doch eigentümliche Erleichterungen für eine derartige Umwandlung dar, und diese scheint gelegentlich ausgeführt worden zu sein." Diesem zweifelnden Standpunkt gegenüber war es von Bedeutung, dass durch monographische Untersuchungen

über Familien mit heterostylen Pflanzen das Verhältnis derselben zu diklinen Verwandten näher festgestellt wurde. Es geschah dies in mustergiltiger Weise durch Köhne, der bei der monographischen Bearbeitung der *Lythraceen* („Flora brasiliensis“ 1877, Lythraceae monograph. describuntur. Engler, Bot. Jahrb. I—VII, 1880—1885“) auch den Geschlechts- und Bestäubungseinrichtungen derselben eingehende Studien widmete. Hinsichtlich der Heterostylie sind nach Köhne unter den Lythraceen drei Gruppen von Pflanzen zu unterscheiden: 1. Dimorphe Arten mit nur einem Staminalkreis (alle *Lythrum*-Arten aus der Gruppe *Pythagorea* mit Ausnahme des homostylen *L. maritimum*, sowie *Rotala myriophylloides* (nur in der kurzgriffligen Form bekannt) u. a. 2. Dimorphe Arten mit zwei Staminalkreisen (*Pemphis acidula*, *Lythrum rotundifolium*, ferner *Adenaria* und *Rotala floribunda* mit kurz- und langgriffligen Formen. 3. Trimorphe Arten wie *Lythrum Salicaria*, *virgatum*, *flexuosum*, *maculatum* und *Decodon verticillatus*. Im Ganzen machen die heterostylen Arten 5 % der Gesamtzahl aus. Über das Verhältniss zur Diklinie spricht sich Köhne folgendermafsen aus: „Pflanzen mit unwirksamer oder schlecht wirksamer Selbstbestäubung variieren in der Länge von Staubfäden und Griffeln, vielleicht auch in der Gröfse der Pollenkörner, falls die Umstände des Insektenbesuches u. s. w. so sind, dass durch die Variation die Kreuzbefruchtung mehr begünstigt wird. Die Variationen steigern sich (wie von *Lythrum maritimum* zu *acinifolium*) und führen zur Entwickelung angedeutet-polygamischer Blüten (*Adenaria*). Aus diesen entstehen einerseits ganz polygame, schliefslich monöcische oder diöcische, andrerseits heterostyle mit hernostylen gemischte, schliefslich rein heterostyle Ich halte es gar nicht für unmöglich, dass auch *L. acinifolium* nur eine in dem abgegrenzten Gebiet entstandene, dimorphe Varietät des weiter verbreiteten *L. maritimum* darstellt; hier hätten wir also bei heterostylen Pflanzen den der Polygamie entsprechenden Fall.“ (Nach Bot. Jahrb. 1884 I, p. 680). Ein sehr günstiges Feld zur Aufklärung der oben aufgeworfenen Frage bietet auch die Familie der *Rubiaceen*, in der zahlreiche heterostyle Arten*) neben diklinen vorkommen. W. Burck (Sur

*) Aufser in den von Darwin (s. o., p. 212) erwähnten Fällen wurde Dimorphismus auch bei Arten von *Pentas*, *Otomeria*, *Dirichletia* und *Pentanisia* durch Hirn (On the Peculiarities of Rubiaceae in Tropical Africa, Journ. of Linn. Soc. Bot. XVI, p. 248—280) festgestellt.

l'organisation florale de quelques Rubiacées. Ann. d. jard. bot. d. Buitenzorg. Vol. III, 2. Part., p. 105—120) begann 1882 diese Verhältnisse besonders bei den Gattungen *Mussaenda*, *Morinda*, *Psychotria* und *Cinchona* zu studieren und setzte seine Beobachtungen später (ebenda, Vol. IV, 5. Part. 1884) in noch umfangreicherer Weise (bei ca. 60 Rubiaceengattungen) fort. Bei dem engen Zusammenhange, den diese späteren und die Frage zu einem gewissen Abschlusse bringenden Untersuchungen Burck's mit seinen früheren haben, ist es wohl gerechtfertigt, auch jene hier mit zu berücksichtigen, obgleich das Datum ihrer Publikation nicht mehr in den uns hier beschäftigenden Zeitraum fällt. Burck gelangt nach einem genauen Vergleich aller in Betracht kommenden Verhältnisse zu dem Ergebnis, dass bei den von ihm untersuchten Rubiaceen nur in einem einzigen Falle, nämlich bei *Psychotria aurantiaca*, die in einer monöcischen Varietät, aber daneben auch heterostyl auftritt, Abstammung der diklinen Form von einer heterostylen evident ist. In allen anderen Fällen haben sich die diklinen Rubiaceen aus homostylen Formen herausgebildet. Gegen die von Darwin aufgestellte Erklärung über die Entstehung der Heterostylie erhebt Burck (a. a. O., p. 59, 60) folgende Einwendungen. Wenn man sich vorstellt, dass infolge von Kompensation jede Differenzierung in der Länge der Staubgefäfse, so geringfügig sie auch sein mag, mit einer entsprechenden Veränderung des Pistills zusammenfällt, ist man zu der Annahme gezwungen, dass bei einer stärkeren Entwickelung der Staubgefäfse nur der Griffel und bisweilen auch die Narbe, nicht aber die wesentlichsten Teile, nämlich die Ovula, reduciert werden, da häufig gerade die kurzgrifflige Form schwerere und zahlreichere Samenkörner produciert als die langgrifflige. Es wäre allerdings denkbar, dass in diesem Falle die geminderte Entwickelung des Griffels und der Narbe auch eine Förderung der Ovula infolge von Kompensation herbeiführen könnte, allein auch diese Annahme ist zu verwerfen, da es Fälle giebt, in denen die langgrifflige Form die fruchtbarere ist. Selbst unter der Annahme, dass in Wirklichkeit nur Kompensation zwischen der Verlängerung der Staubgefäfse und der Reduktion von Griffel und Narbe stattfindet, ohne dass die Ovula dabei beteiligt wären, ist es doch undenkbar, dass bei der Reduktion der weiblichen Organe sich etwa nur die Staubgefäfse verlängern, ohne dass der Pollen an der Förderung teilnimmt. Vielmehr ist es eine fast ausnahmslose Regel

für heterostyle Pflanzen, dass die Pollenzellen bei der kurzgriffligen Form gröfser sind. Bei den männlichen Organen müsste sich also die Kompensation auch auf die wesentlichen Teile erstrecken, bei den weiblichen dagegen nicht. Diesen Widersprüchen sucht Burck durch folgende Annahme (a. a. O., p. 62, 63) über die Entstehung der Heterostylie auszuweichen. Man darf sich vorstellen, dass die gegenwärtig heterostylen Pflanzen von Formen abstammen, bei denen Narbe und Antheren innerhalb der Korolle ungefähr da sich befanden, wo jetzt die Narbe bei der kurzgriffligen und die Antheren bei der langgriffligen Form stehen (— d. h. also von einer gleichgriffligen Stammform, wie sie auch Breitenbach angenommen hatte! —). Unter den zahlreichen Blüten derselben Pflanze oder verschiedener Pflanzen wird es einige mit längerem Griffel gegeben haben, deren Narbe aus der Kronenröhre hervorragte (wie z. B. bei *Coffea*). Nichts hindert uns anzunehmen, dass mit der Griffelverlängerung auch eine Vergröfserung oder Formveränderung der Korolle verbunden war. Die Chancen einer solchen Blüte für Selbstbefruchtung waren sehr gering, und auch die für Bestäubung mit Pollen der Normalform vermindert. Variierten nun in anderen Blüten die Antheren stärker als die Griffel (wie z. B. bei *Paederia*), so dass schliesslich ein oder zwei Antheren das Niveau der Narbe errreichten, so musste notwendig Kreuzung durch Insektenbesuch eintreten. Letztere bietet so viel Vorteile, dass man unbedenklich die Ausbildung einer langgriffligen Form und einer zweiten mit langen Antheren (d. h. kurzgriffligen) auf dem Wege natürlicher Zuchtwahl annehmen kann. Selbstverständlich konnte wie bei der Griffelverlängerung auch mit der Förderung der Stamina eine Änderung der Korolle verbunden sein, so dass in dem Falle, dass die Staubgefäfse stärker variierten als der Griffel, zuerst eine Form mit langen Staubgefäfsen und vergröfserter Korolle entstand, neben welcher in der Folge auch eine langgrifflige Form*) sich durch natürliche Zuchtwahl ausbildete. Dies erklärt es, auf welchem Wege z. B. bei *Pulmonaria officinalis* und bei *Cinchona Ledgeriana* die kurzgrifflige Form und

*) Diese langgrifflige Form müsste aber nach dem von Burck aufgestellten Princip ebenfalls eine vergröfserte Korolle angenommen haben, wodurch dann der Formunterschied zwischen den beiden Korollen wieder aufgehoben wäre. Andernfalls wäre eine Ursache anzugeben, weshalb in diesem Falle die Vergröfserung unterbleiben musste.

bei *Pulmonaria angustifolia* die langgrifflige Form eine gröfsere Korolle erlangt haben. Durch einige weitere Schlussfolgerungen gelangt dann Burck zu dem schon oben angeführten Schlussergebnis, dass die Diklinie der Rubiaceen im Allgemeinen keineswegs ihren Weg durch ein heterostyles Zwischenstadium gemacht haben kann, sondern dass beide Sexualeinrichtungen „die Endzustände sind, denen die Rubiaceen durch Fortentwickelung zustreben.“ Dagegen betrachtet er die Dichogamie als eine Vorstufe der Diklinie.

Eine ausführlichere Kritik dieser Hypothesen wäre hier nicht am Platze; nur ist unter Bezugnahme auf frühere Ausführungen (s. p. 232) darauf hinzuweisen, dass die unzweifelhafte Analogie zwischen den verschiedenen Formen der Geschlechtsvariation und den heterostylen Sexualzuständen auch von Burck nicht in ausreichender Weise berücksichtigt worden ist. Allerdings liefert diese Analogie noch keine Erklärung, aber doch gewisse thatsächliche Anhaltspunkte zur Auffindung einer solchen — und das ist unter Umständen mehr wert als das Aufstellen neuer Hypothesen. Doch bleibt Burck das Verdienst, das in einigen biologischen Beziehungen durchaus entgegengesetzte Verhalten der heterostylen und diklinen Pflanzen gründlicher aufgefasst und schärfer charakterisiert zu haben, als es selbst noch in Darwin's Schriften geschah.

Aufser zahlreichen neuen Fällen*) von Heterostylie beschrieb Burck (in Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg. Vol. VI, p. 251—254) den interessanten Übergang einer trimorphen Art in eine dimorphe bei *Connarus falcatus* Bl., die dem Blütenbau nach als trimorph erscheint, aber bei der die kürzeren und mit kleineren Pollenzellen ausgestatteten Antheren des inneren Kreises stets geschlossen bleiben. Derselbe Fall kommt bei der Oxalidee *Averrhoa Carambola* L. vor.

*) Diese Fälle sind: *Psychotria perforata* Miq., *P. sarmentosa* Bl. *β. angustata*, *P. montana* Bl., *P. robusta* Bl., *P. expansa* Bl., *Chasalia lurida* Miq., *Cephaëlis Beerii*, *C. Ipecacuanha* *Saprosma fruticosum* Bl., *S. dispar* Hsskl. (?), *Serissa foetida* Commers., *Hamiltonia suaveolens* Rxb. (?), *Knoxia lineata* DC., *Pentas carnea* Bth. (?), *Hedyotis sp. (scandens)*, *Spermacoce (Borreria) verticillata*, *Cinchona succirubra* Pav., *Calisaya* Wedd., *Ledgeriana* Moens., *officinalis*, *Carabayensis* Wedd. Bei letzterer Art, wie auch bei der von Darwin untersuchten *C. micrantha* sind die Pollenzellen der kurzgriffligen Blüten gröfser als in den langgriffligen, bei *C. succirubra* und *Calisaya* sind beide Formen ungefähr gleich grofs, und bei *C. officinalis* ist der Pollen in den kurzgriffligen Blüten am kleinsten.

Vom monographischen Standpunkt wurden auch die Geschlechtseinrichtungen der *Turneraceen* durch J. Urban (Jahrb. d. K. Bot. Gartens u. Bot. Museums zu Berlin. Bd. II, p. 1—152) untersucht, der in dieser Familie die Heterostylie sehr verbreitet fand; sicher dimorphe Arten fand er 48, unvollkommen dimorph 6, und eine Art in gewissen Formen homo-, in andern heterostyl. Neigung zur Dimorphie zeigt sich bei einzelnen Individuen sonst monomorpher Arten in der Verlängerung der Griffel; auch giebt es in specifisch schlecht differenzierten Gruppen unvollkommen dimorphe Arten mit gut ausgebildeter langgriffliger Form, während bei der kurzgriffligen die Narbenschenkel an die Basis der Antheren heranragen; bei vollkommen heterostylen Arten sind die beiden Blütenformen zuweilen nicht blofs in der Länge, sondern auch in der Richtung und Krümmung der Griffel verschieden. Im Vergleich zu den verwandten monomorphen Arten haben die heterostylen augenfälligere Blüten, resp. Blütenstände und sind meist ausdauernd, während erstere einjährige Lebensdauer besitzen (Nach Bot. Jb. 1883, p. 498, 499).

Neue Fälle von Heterostylie wurden ferner bei den Rubiaceen *Bouvardia leiantha* (durch Bailey, Bull. Torrey. Bot. Club VI), *Adenosacme longifolia*, *Randia uliginosa* (durch Clarke Journ. Linn. Soc. Bot. XVII., p. 159—62) und *Houstonia*-Arten (durch Meehan), der Büttneriacee *Melochia parvifolia* (durch E. Ernst, Nature XXI), den Borragineen *Lithospermum canescens* Lehm. (durch Bessey, Am. Natur. 1880) und *Macrotomia perennis* (durch Clarke, Journ. Linn. Soc. XVIII.), u. a. aufgefunden; zweifelhaft ist die Heterostylie von *Narcissus Tazetta var. algerica* (nach Battandier, Bull. Soc. bot. d. France XXX), *Brassica nigra* (nach Todd, Amer. Natur. 1881), *Erythraea Centaurium* (nach A. S. Wilson, Brit. Ass. Rep. 1878), *Anchusa officinalis* (nach Warming*)) u. a., bei denen wohl nur Variationen in der Länge der Sexualorgane vorliegen.

Auch die Kleistogamie nahm die Aufmerksamkeit der Forscher vielfach in Anspruch. Hier ist besonders P. Ascherson zu nennen, dessen Beobachtungen über *Leersia* und *Juncus bufonius* schon früher erwähnt sind; in der Folge stellte er auf seinen ägyptischen Reisen die Kleistogamie einiger wüstenbewohnenden Arten von *Helianthemum* (*H. kahiricum* Del., *H. Lippii*

*) Bot. Tidskrift 1877.

Pers. *var. micranthum* Boiss.) fest und machte auf den Zusammenhang des Auftretens von kleistogamen Blüten mit der Insektenarmut der Wüsten aufmerksam. Bei *H. guttatum*, bei welchem schon Linné Befruchtung in geschlossener Blüte angegeben hatte, fand Ascherson zwar die Blüten während einiger Stunden geöffnet, zugleich aber eine Einrichtung, die stark an Kleistogamie erinnert; es werden nämlich bei dieser Pflanze nach dem Abfallen der Blumenblätter die mit Pollen versehenen Antheren durch die mit starkem Druck sich schliefsenden Kelchblätter an die klebrige Narbe gedrückt und bleiben dort auch nach dem Auswachsen des Fruchtknotens haften, während die Filamente an ihrer Insertionsstelle abgetrennt werden — eine Eigentümlichkeit, die ebenso bei echt kleistogamen Blüten beobachtet wird. Ähnliches fand Potonié bei *H. villosum* Thil. und *H. ledifolium* Willd., sowie bei *Cistus hirsutus* Link und *C. villosus* L. Von anderen kleistogamen Pflanzen der ägyptischen Flora machte Ascherson (ausser den verbreiteten *Lamium amplexicaule* und *Juncus bufonius*) noch die wüstenbewohnende *Salvia lanigera* Poir., ferner *Campanula dimorphantha* Schweinf. und die der Mediterranflora angehörige *Ajuga Iva* namhaft (vgl. Über die Bestäubung einiger Helianthemum-Arten. Sitzungsber. der Gesellsch. Naturforsch. Freunde zu Berlin 1880, p. 97—108). Weitere Fälle fanden Batalin (Acta horti Petropolitani V. 1878) bei *Cerastium viscosum* L. und *Polycarpon tetraphyllum* L., Ludwig bei *Collomia grandiflora* Dougl. (Bot. Zeit. 1877, p. 777) und *C. Cavanillesii* Hook. et. Arn. (Bot. Zeit. 1878, No. 47), Trelease bei *Scrophularia arguta* (Bull. Torrey Bot. Club. VIII. 1881 No. 12), Heckel bei *Pavonia hastata* (Compt. rend. T. 37), Pringle und Asa Gray bei der Rosacee *Dalibarda repens* (Amer. Journ. of Science and Arts XV. 1878), sowie den Gramineen *Amphicarpum*, *Danthonia spicata* nebst verwandten Arten, sowie *Vilfa* (Pringle in Nature XVIII). Andere kleistogam blühende Gräser sind *Diplachne serotina* Lk. (nach Janka und Hackel vgl. Bot. Jahresber. 1878 I., p. 323) und *Stipa pennata*, die nach Godron nur kleistogam, nach Hackel (a. a. O.) aber auch chasmogam auftritt. Unter der durch ihre Kleistogamie seit langem bekannten Gattung *Viola* fand Bennett (Journ. Linn. Soc. Bot. XVIII) neue Beispiele bei V. *cucullata*, *floribunda* und *sagittata*, desgl. Meehan bei *V. sarmentosa* Dougl., Battandier bei *V. suberosa*, G. M. Thomson bei den neuseeländischen *V. filicaulis* und *Cunninghamii* etc. Die schon bekannten Fälle von

kleistogamen, sich in die Erde einbohrenden Blüten (wie bei *Amphicarpaea monoica* u. a.) wurden durch *Cardamine chenopodiifolia* Pers. aus Argentinien (nach Grisebach und Drude in Botan. Zeit. 1878, No. 46) u. a. vermehrt. Unter den Lythraceen fand Köhne (a. a. O.) kleistogame Blüten bei *Ammannia latifolia* und *verticillata*, sowie bei *Rotala occultiflora*, *stagnina* und *mexicana*; nach ihm besitzen alle apetalen *Ammannia*-Arten, sowie auch die, welche 1 bis 4 Blumenblätter neben kronenlosen Blüten entwickeln, desgleichen *Peplis*, *Lythrum nummularifolium* und *thesioides*, sowie die nur bisweilen mit Blumenblättern versehenen Arten von *Rotala* und *Nesaea* eine mehr oder weniger sitzende Narbe und den Kelch nicht überragende Staubgefäfse, so dass bei ihnen wohl Selbstbefruchtung vorherrscht. Von hier führt eine Uebergangsreihe zu ausschliefslicher Kleistogamie, die bei *Ammannia latifolia* vorliegt — ein Fall, der besondere Beachtung verdient, da sonst kleistogame Blüten immer nur als Nebenform bei aufserdem vorhandener Chasmogamie aufzutreten pflegen. Wichtige Aufschlüsse über die Kleistogamie in der Familie der *Pontederiaceen* gab Graf Solms-Laubach (Bot. Zeit. 1883, p. 301—304); bei der Gattung *Heteranthera*, der nach ihm auch die von Kirk als *Monocharia vaginalis* bezeichnete und von Darwin (s. oben p. 249) erwähnte Pflanze (= *H. Kotschyana* Fzl.) angehört, stehen die kleistogamen Blüten entweder (bei *H. spicata* und *callaefolia*) zu unterst an der Infloreszenz, oder chasmogame und kleistogame Blüten sind auf verschiedene Infloreszenzen (z. B. bei *H. Potamogeton*) in der Weise verteilt, dass die eine Art von Ähren oberwärts normale, unten kleistogame Blüten trägt, während aufserdem in der Scheide des obersten Laubblatts verborgene Infloreszenzen mit einer einzigen kleistogamen Blüte vorhanden sind, deren Fruchtknoten bei *H. Potamogeton* sich zu einer kolossalen Kapsel mit sehr zahlreichem Samen entwickelt.

Eine bisher unbekannte Form von kleistogamen Blüten beschrieb 1883 W. Burck bei *Myrmecodia echinata* Gaud., deren porcellanartig weifse Blüten durch Verwachsung ihrer vier Kronenzipfel vollkommen geschlossen sind, trotzdem aber normale, nicht reducierte Sexualorgane und unterhalb eines Haarrings auch entwickelte Nektarien besitzen (Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. IV, p. 17 bis 20); aufserdem wechseln ihre auffallender Weise an der Aussenseite papillentragenden Narben mit den Antheren ab, deren Pollen

durch das Wachstum der Blumenkrone in Berührung mit den Narbenpapillen gebracht wird. Hier liegt also der Fall einer für Insektenbesuch eingerichteten und trotzdem durch Verschluss des Kroneneingangs und Stellung der Sexualorgane zu ausschliefslicher Befruchtung eingerichteten Blüte vor, neben der die chasmogame Form fehlt.*)

Fälle von sogenannter Knospenbefruchtung wurden bei zahlreichen *Orchideen* wie *Thelymitra carnea* und *longifolia* (von Fitzgerald vgl. Bot. Jahresb. 1876, p. 943), *Polystachya zeylanica*, *Phajus villosus* und *Calanthe inaperta* (von Moore vgl. ebenda, p. 943, 944), *Maxillaria rufescens* (von Reichenbach fil. Bot. Jahresb. 1877, p. 743), *Limodorum abortivum* (von Freyhold, Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1877, p. XXIII), *Polystachya luteola* (von Baron Eggers, Bot. Centralbl. VIII., No. 41) u. a. beobachtet. Der Letztgenannte beschrieb von den westindischen Inseln (St. Croix, St. Thomas u. a.) das Auftreten kleistogamer Blüten auch bei *Sinapis arvensis*, mehreren *Acanthaceen* wie *Stenandrium rupestre* Ns., *Dicliptera assurgens* Gris., *Stemonacanthus coccineus* Ns., *Dianthera sessilis* Gris., *Blechum Brownii* Juss. und der Rubiacee *Erithalis fruticosa* L. In allen diesen Fällen wird nach Eggers das Geschlossenbleiben der Blüten durch grofse Trockenheit bedingt, da dieselben Pflanzen an feuchteren Standorten chasmogame Blüten entwickeln. Auch die Blüte von *Euryale ferox* wurde als bisweilen kleistogam (und zwar mit gefärbten Blumenblättern) aufgeführt (Gard. Chronicle 1880). Zahlreiche Fälle von Kleistogamie infolge physikalischer Einflüsse, wie Wärmemangel u. a. beschrieb Henslow (On the Selffertilisation of Plants. Trans. Linn. Soc. London. 2. Ser. Bot. Vol. I., p. 317—348) z. B. von *Tradescantia erecta*, *Stellaria*

*) In der Folgezeit hat derselbe Forscher (Über Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight-Darwin'sche Gesetz. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. VIII, p. 122—164) noch mehrere ähnliche Fälle von vollkommen geschlossenen, im übrigen aber normal ausgestatteten Blüten bei *Anonaceen* wie *Unona coelophlaea* Scheff. u. a., *Artabotrys suaveolens* u. *Blumei*, *Goniothalamus giganteus* Hook. et Th. und *Cyathocalyx zeylanica* aufgefunden, aus deren Vorkommen er den Schluss zieht, dass bei ihnen die Natur ihren ursprünglichen Plan von Kreuzbefruchtung wegen später eingetretener Änderungen in den Lebensverhältnissen der betreffenden Arten aufgegeben und sie nachträglich einer ausschliefslichen Selbstbefruchtung angepasst habe. Möglicherweise erklärt sich der Blütenverschluss als Schutzeinrichtung gegen Ameisen.

media, *Spergula arvensis*, *Cerastium glomeratum*, *Gaura parviflora*, *Paronychia bonariensis*, *Corrigiola litoralis*, *Scleranthus annuus*, *Herniaria glabra*, *Malva rotundifolia* u. a., Meehan (Bull. Torr. Bot. Club X) z. B. von *Nemophila maculata* Benth.. *Opuntia leptocaulis* DC. (ohne Samen!), Coulter (Botan. Gaz. VIII.) von *Cyclamen europaeum*), Bush (ibid. VII) bei *Malvastrum angustum*, Battandier (Bull d. l. Soc. Bot. de France XXX) bei *Portulaca oleracea* etc. Hemikleistogame Blüten erwähnten Errera und Gevaert (Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs etc. Bull. d. l. Soc. Roy. d. Bot. de Belgique. XVII. 1878. p. 100) von *Cicendia filiformis*, *Helodes palustris* und *Filago minima*; auch beobachteten sie an *Subularia aquatica*, dass dieselben Blüten, die in einem Sumpf bei Genck kleistogam waren, nach Versetzung des betreffenden Exemplars in einen trockeneren Standort sich chasmogam ausbildeten.

Umfangreichere Kulturversuche mit kleistogamen Pflanzen stellte H. Hoffmann (Kulturversuche über Variation. Bot. Zeit. 1883) an; bei *Lamium amplexicaule* (a. a. O. p. 294—97) fand er, dass die Nachkommen aus kleistogamen Blüten nur teilweise wieder kleistogam ausfallen. Auch erhielt er bei Dichtsaat immer Exemplare mit geschlossenen Blüten, so dass nach ihm die Dürftigkeit der Ernährung die Bildung jener Blütenform zu begünstigen scheint, ohne jedoch die Ursache derselben zu sein. Von einer Gerstenvarietät (*Hordeum vulgare* L. *var. nudum*) zog er schon 1873 bei einem Aussaatversuch etwa hundert Ähren, die mit Ausnahme einer einzigen nur geschlossene Blüten enthielten; diese Kleistogamie erhielt sich bis 1882 unverändert. Auch bei einigen Arten von *Papaver* beobachtete Hoffmann abnorm auftretende, kleistogame Blüten, die meist infolge von Kümmerung entstanden waren; trotzdem trat in gewissem Grade dieser Charakter auch bei den Nachkommen hervor.

Unter den hier summarisch aufgezählten Beobachtungen über kleistogame Pflanzen befinden sich jedenfalls manche, die noch weiterer Prüfung bedürfen. Auch ist eine genauere Sonderung der verschiedenen Fälle der Kleistogamie nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten wünschenswert, zu welcher bereits die angeführten Thatsachen einige Anhaltspunkte an die Hand geben.

Die von Darwin (s. oben p. 204) zusammengestellte Liste von selbststerilen Pflanzen wurde durch folgende weitere Beispiele vermehrt: *Wistaria sinensis* (setzt nach Gentry in Americ.

Natur. IX. May 1875 nur selten Früchte an, da die starke Protogynie Selbstbestäubung verhindert), *Lysimachia nummularia* (trotz erleichterter Selbstbestäubung immer unfruchtbar nach Warming Botan. Jahresb. 1877, p. 745), *Diclytra spectabilis*, *Stephanotis floribunda*, *Hoya carnosa*, *Periploca graeca*, *Tecoma grandiflora*, *Jasminum officinale* und *grandiflorum*, *Dentaria bulbifera* (sämtlich nach Delpino in „difesa della doctrina dicogamica“, Nuov. Giorn. Bot. Ital. X. 1878), *Lilium canadense* (nach Meehan, Bot. Jahresb. 1878 I, p. 317), *Calycanthus floridus* (nach demselben, Bot. Jahresb. 1879 I, p. 140), *Erodium macradenum* (mit eigenem Pollen völlig unfruchtbar nach Ludwig, Bot. Centralbl. VIII., No. 42), *Apocynum androsaemifolium* (nach demselben, Kosmos VIII. p. 182—85), *Castanea americana* (nach Schneck oft viele Jahre hindurch selbststeril, Bot. Jahresb. 1880 I, p. 161), *Secale cereale* (mit eigenem Pollen und mit Pollen anderer Blüten derselben Ähre steril, nach Rimpau, Landwirtschaftl. Jahrb. VI. 1877, p. 1073 ff. und Liebenberg, Wiener Landw. Zeit. 1881, No. 38), *Nigella damascena*, *Papaver Rhoeas*, *P. somniferum* und *alpinum*, *Raphanistrum arvense* (sämtlich bei Insektenabschluss ziemlich unfruchtbar nach Hoffmann's Kulturversuchen s. unten), *Lilium bulbiferum* (nach Neubert, Verhandl. der Bot. Sekt. der 52. Versamml. deutsch. Naturf. Baden-Baden 1879 in Bot. Zeit. 1880, p. 157), *Lilium croceum* (setzt nach Focke ibid. und „Beobachtungen an Feuerlilien“, Kosmos XIII, p. 653 ff. keine Früchte an, wenn der Pollen von Pflanzen gleicher Herkunft genommen wird), *Hemerocallis fulva* (nach Hoffmann, Verhandl. der Bot. Sekt. etc.), *Oncidium Lemonianum* und *Pancratium cariboeum* (auf St. Thomas nach Baron Eggers, Bot. Centralbl. VIII. No. 4), *Atherurus ternatus* (nach Hunger, Über einige vivipare Pflanzen etc., Bautzen 1882, Progr.), *Romulea Bulbocodium* Seb. et Maur. *var. dioica* (nach Battandier, Bull. d. l. soc. bot. de France XXX) u. a. Die Unfruchtbarkeit mit eigenem Pollen steht einerseits mit der Abstammung der bei der Befruchtung zusammentretenden Sexualzellen, andrerseits mit der Art der vegetativen Vermehrung bei den betreffenden Pflanzenarten in Zusammenhang. In ersterer Hinsicht machte schon Delpino darauf aufmerksam, dass Exemplare, welche vegetative Teilstücke ein- und desselben Mutterindividuums sind, wie es z. B. bei kultivierten Stöcken von *Periploca*, *Tecoma*, *Jasminum* u. a. der Fall zu sein pflegt, auch bei Kreuzung untereinander unter Umständen völlig steril bleiben.

Einen weiteren Beleg hierzu lieferten die Beobachtungen von Focke; derselbe fand nämlich das auf Äckern und in Gärten Nordwestdeutschlands verbreitete *Lilium croceum* unfruchtbar, wenn die Exemplare derselben Gegend gekreuzt wurden, dagegen trat Samenbildung ein, wenn Stöcke ganz verschiedenen Ursprungs zur Kreuzung kamen; nur bei *L. Buchenavii* Focke — einer Form, die *L. bulbiferum* und *L. croceum* in den Fruchtmerkmalen verbindet — schlugen die Bestäubungen auch untereinander an. Focke führt diesen Fall auf die ursprüngliche Herkunft der unter sich unfruchtbaren Individuen von einem einzigen Exemplar zurück, von dem alle übrigen Stöcke eines bestimmten Gebiets auf vegetativem Wege sich abgezweigt hätten. Hier wäre also Descendenz von einer und derselben Kernpaarung die Ursache der Unfruchtbarkeit. Hiermit scheint auch die Thatsache zusammenzuhängen, dass durch besonders reichliche und leicht erfolgende, vegetative Vermehrung ausgezeichnete Pflanzen wie die von Delpino erwähnte *Dentaria bulbifera*, das von Eggers beobachtete *Oncidium*, das in den Achseln der subfloralen Hochblätter Bulbillen erzeugt u. a., nicht selten mehr oder weniger steril sind. Da bei fortgesetzter Vermehrung auf vegetativem Wege immer nur die Zellkernderivate des nämlichen Embryonalkerns in die Zellen der neuen Sprossgenerationen übergehen, so würde dieser Fall dem vorigen analog sein. Allerdings wäre in jedem dieser Fälle durch Bestäubungsversuche die Wirksamkeit des Pollens bei Kreuzung zwischen Pflanzen ungleicher Abstammung erst noch zu beweisen, da auch eine gänzliche Funktionsunfähigkeit der Sexualzellen bei Pflanzen mit stark entwickeltem vegetativem Reproduktionsvermögen nicht ausgeschlossen erscheint.

Noch stärkeren Zuwachs als die Liste der selbststerilen Pflanzen erfuhr das von Darwin entworfene Verzeichnis der selbstfertilen Arten. Beiträge dazu lieferten Pedicino (s. oben p. 282), O. Comes (Estr. dal Rendiconto d. R. Academia delle scienze fis. e matematiche. Fascic. 4, 1875), Meehan (vgl. die Zeitschriften: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Nature, The Penn. Monthly, The Americ. Naturalist, The Botan. Gazette, Bulletin of the Torrey Botan. Club u. a. in den Jahrgängen von 1876—1882), Caruel (Della impollinazione nelle Asteraceae in Nuov. Giorn. Bot. Ital. X), A. St. Wilson (On the Fertilisation of the Cereals. Journ. of Bot. IV, p. 121, 122 u. Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinb. XII, p. 84—95, 237), G. Henslow

(Nature XIV; Trans. Linn. Soc. Ser. II, Vol. I; Pop. Sci. Rev. XVIII, p. 1—14) u. a. Die von diesen Beobachtern angeführten Beispiele sind zu zahlreich, um hier einzeln genannt zu werden. Nicht blos Gegner, sondern auch Anhänger Darwin's fanden neue Fälle von mehr oder weniger ausschliefslicher Selbstbestäubung auf, so Asa Gray (The Americ. Journ. of Sc. and Arts III. Ser. 1878) bei *Gentiana Andrewsii*, deren Blüten sich nur auf kurze Zeit im Sonnenschein öffnen und für direkte Selbstbestäubung eingerichtet sind, Delpino (Rivista Botan. dell'anno 1880. Milano 1881.) bei *Herniaria hirsuta*, bei der Selbstbestäubung unvermeidlich ist, Ludwig (Bot. Centralbl. VIII., No. 42) bei *Erodium cicutarium*, das in viel stärkerem Grade selbstfertil ist als die Form *pimpinellifolium* u. a. Bei den Kulturversuchen Hoffmann's (s. unten) ergaben sich ferner als bei Abschluss von Insektenbesuch mehr oder weniger fruchtbar: *Salvia Horminum*, *Hordeum vulgare* und *trifurcatum*, *Triticum vulgare* und *turgidum*, *Avena sativa*, *Adonis aestivalis*, *Linum usitatissimum*, *Hieracium alpinum*, *Papaver dubium*, *Fumaria officinalis*. Bei der Kartoffel giebt es Kultursorten, die sich spontan selbst befruchten und reichlichen Samen hervorbringen (Woodstock Kidney, Grampian etc.) neben anderen vollkommen unfruchtbaren Varietäten (vgl. Botan. Jahresb. 1880 I, p. 161).

Die von H. Hoffmann schon seit 1855 vorgenommenen Kulturversuche, über die er in der Abhandlung: Zur Speciesfrage (Haarlem. Naturh. Verhand. 1875), in den Schriften der oberrheinischen Gesellschaft für Naturkunde (16. Bericht. Giessen 1877, p. 1—37) und in zahlreichen Aufsätzen der Botanischen Zeitung (1874—1883*) Mitteilung machte, verfolgten in erster Linie den Gedanken, durch genaue Beobachtung aufeinanderfolgender Generationen von Pflanzen die Erblichkeit oder Nichterblichkeit gewisser Charaktere, sowie den Ursprung von Variationen festzustellen, um auf diesem Wege zu einer genaueren Einsicht in die Gesetze des Variierens und dadurch zu einer Klärung des Speciesbegriffs überhaupt zu gelangen. Naturgemäfs nahm Hoffmann dabei vielfach auf blütenbiologische Momente wie Selbstbestäubung, Kreuzung, Abhängigkeit der Geschlechtsdifferenzierung von äusseren

*) Bis zu seinem Tode (26. Oktober 1891) hat Hoffmann die Kulturversuche über Variation mit gröfster Ausdauer fortgesetzt (vgl. Bot. Zeit. 1884 und 1887); noch aus seinem Nachlass hat Ihne (Bot. Zeit. 1892, p. 259 bis 261) ein letztes Blatt darüber veröffentlicht.

Faktoren (wie z. B. Dichtsaat auf die Zunahme von männlichen Exemplaren bei *Spinacia*), Vererbung der Kleistogamie (bei *Lamium amplexicaule*), Umzüchtung von Farbenvarietäten (z. B. der gelbblütigen Form von *Viola tricolor arvensis* in die violette) u. a. Rücksicht, so dass seine Versuche auch in dieser Richtung von Bedeutung sind; er muss als einer der wenigen Forscher gerühmt werden, die schon vor dem Erscheinen des Darwin'schen Werkes über Selbstbefruchtung und Kreuzung durch selbstständige und umfangreiche Untersuchungen das Problem der Vererbung und Variation im Hinblick auf die pflanzlichen Sexualeinrichtungen näher zu beleuchten versuchten. Beispielsweise hatte er (vergl. Bot. Zeit. 1874, p. 273—302) aus einer seit 1855 konstant sich erhaltenden Bohnensorte mit kugligen, rotgestreiften Samen (*Phaseolus vulgaris sphaericus haematocarpus*) 1869 eine Varietät mit hellbraunen, schwarzgezeichneten Samen und aus dieser im folgenden Jahre neben verschiedenen anderen Abänderungen eine Sorte mit reinweissem Samen gezogen, dessen Aussaat in drei aufeinanderfolgenden Generationen Sämlinge von gleichem Samencharakter lieferte. Da er ferner die Selbstfertilität von *Phaseolus vulgaris* und ihre geringe Neigung zur Kreuzung durch besondere Versuche festgestellt hatte, so gelangte er zu folgender Erklärung der in Rede stehenden Variation (a. a. O., p. 298): „Wenn nach allem diesem Kreuzung unmöglich (oder mindestens sehr zweifelhaft) ist, so scheint es nicht geraten, die etwa beim Zusammenpflanzen von verschiedenen Sorten auftretenden Variationen von einer solchen (Kreuzung) abzuleiten, während auf der anderen Seite der A n n a h m e i h r e s s p o n t a n e n E n t s t e h e n s n i c h t s e n t g e g e n s t e h t". Hoffmann meint also in diesem Falle spontane Variation annehmen zu können, ohne zu berücksichtigen, dass seine Versuchspflanzen im freien Lande fortgesetzt der Kreuzung durch Insekten ausgesetzt waren und also ausnahmsweise auch mit Pollen einer fremden Sorte bestäubt werden konnten. Nur wenn die Variation auch bei völlig verhinderter Kreuzung eingetreten wäre, hätte sie als spontan gelten dürfen. Derselbe Einwurf lässt sich übrigens auch gegen die Beweiskraft mancher anderen Versuchsergebnisse Hoffmann's erheben.

Das Beispiel von *Phaseolus* muss hier genügen, um zu verdeutlichen, inwiefern bei experimentellen Untersuchungen über Variation die Rücksicht auf stattfindende Selbstbestäubung oder Kreuzung der Versuchspflanzen fundamentale Bedeutung hat. Die Unsicher-

heit, in der wir uns nicht selten den Versuchen Hoffmann's gegenüber befinden, würde nicht vorhanden sein, wenn er den von Darwin entwickelten Gesichtspunkten durch vollkommene Absperrung der Versuchspflanzen vor kreuzungsvermittelnden Insekten Rechnung getragen hätte. Glücklicherweise trifft dieser Vorwurf nur einen Teil der Versuche; andere, bei denen die gewöhnlichen Absperrmittel, wie Florbeutel u. dgl. in Anwendung gebracht oder künstliche Bestäubungen vorgenommen wurden, sind in methodischer Hinsicht einwurfsfrei. Jedenfalls ist anzuerkennen, dass Hoffmann im Laufe der Zeit auf diesem Gebiete mit bewundernswerter Ausdauer ein sehr umfangreiches Erfahrungsmaterial zusammengetragen hat, von dem nur zu wünschen ist, dass es in der Folgezeit durch Kontrolversuche ergänzt und zu einem einheitlichen Ganzen umgearbeitet werden möchte.

Bestäubungsversuche in kleinerem Umfange wurden von A. St. Wilson (s. oben), Rimpau (s. o.), Liebenberg (s. o.), W. J. Beal (The Americ. Journ. of Sc. and Arts., III. Ser. XVII), Vilmorin (Bull. d. l. Soc. Bot. d. France XXVII) — sämtlich bei Getreidearten — angestellt. Beal (a. a. O.) prüfte die Fruchtbarkeit von gelbem Mais bei Kreuzung und Inzucht und fand den relativen Samenertrag in beiden Fällen wie 153 zu 100; auch bei schwarzen Wachsbohnen erhielt er einen bedeutenden Überschuss der Körnerzahl im Falle von Kreuzung, während sich die nach Selbstbefruchtung erhaltenen Samen durch gröfseres Gewicht von den gekreuzten auszeichneten (vgl. Bot. Jahresb. 1879, I, p. 106). Ottavi (Rivista di vinicultura ed enologia, IV) schloss Blütenträubchen von *Vitis vinifera* in Glasflaschen ein und erhielt aus 280 so behandelten Beeren im Ganzen 360 Samenkörner, während ebenso viel Beeren, die sich aus unbedeckten Blüten gebildet hatten, 780 Körner ergaben. Über Kreuzung von Bohnensorten teilte G. v. Horváth (Bot. Centralbl. VIII, p. 108) eine Beobachtung mit, die für die Beurteilung des soeben aus Hoffmann's Kulturversuchen erwähnten Falls lehrreich ist; in der Nähe eines Bienenstocks unweit Budapest wurden 3 durch ihre Samen verschiedene Phaseolus-Varietäten in je 40 bis 50 Stöcken kultiviert, die bei der Ernte sämtlich Samen von der Beschaffenheit der Stammform lieferten; nur eine Staude (der braunen Butterbohne) trug Samen vom Mischungscharakter der drei kultivierten Sorten. Hier würde also entweder ein direkter Einfluss des fremden Pollens auf die befruchtete Samenknospe oder ein hybrider

Ursprung der den Mischlingssamen liefernden Pflanze anzunehmen sein. Ein schönes Beispiel für die ausgiebige Kreuzung zweier nahe verwandter Arten beschrieb Urban (Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, XIX. Sitzungsberichte, p. 125) von *Medicago sativa* und *falcata*, von denen er eine Reihe von Exemplaren in freiem Lande der Insektenbestäubung überliefs; die geernteten Samen lieferten (mit 2 Ausnahmen) nur Bastardpflanzen von der bekannten Form mit gelb- oder blaugemischten Blüten („Sandluzerne“ *M. media* Pers.) — zugleich ein Beweis für die erfolgreiche Thätigkeit der kreuzungsvermittelnden Insekten.

Die Anschauungen der Blütenbiologen über das Verhältnis von Kreuzung und Selbstbefruchtung waren am Ende der siebziger Jahre noch nicht vollkommen geklärt. Dass einige Forscher, wie besonders Henslow, Meehan, Pedicino, Caruel, Comes u. a. mit heterodoxen Ansichten hervortraten, wurde schon erwähnt. Henslow (besonders in der Abhandlung: On the Selffertilisation of Plants. Trans. Linn. Soc. London. II. Ser. Bot. Vol. I, p. 317—398) ging von der Vorstellung aus, dass spontane Selbstbefruchtung der normale von grosser sexueller Kraft begleitete Vorgang sei, Kreuzung dagegen nur eine Störung des Gleichgewichts hervorrufe; es wird dies nach seiner Ansicht dadurch bewiesen, dass die Mehrzahl der Blütenpflanzen selbstfertil und verhältnismäfsig nur eine kleine Minderheit selbststeril ist, dass ferner auch in dem Falle, wo Selbstbestäubung durch den Blütenbau verhindert wird, sie trotzdem z. B. durch Erniedrigung der Temperatur oder durch besondere Kulturbedingungen u. a. hervorgerufen werden kann. Ferner giebt es besondere Einrichtungen zur Sicherung von Selbstbestäubung, wie z. B. direkte Berührung der gleichzeitig reifen Geschlechtsorgane, Vorüberstreifen der abfallenden, die Antheren tragenden Korolle an der geschlechtsreifen Narbe, Eintritt von Stellungsverhältnissen der Blütenteile, durch welche das Herabfallen des Pollens auf die Narbe derselben Blüte herbeigeführt wird, u. a. Die Fruchtbarkeit im Gefolge von Selbstbestäubung ist unter Umständen ebenso grofs oder gröfser als bei Kreuzung, wie auch die üblen Folgen von Inzucht in aufeinander folgenden Generationen nicht immer hervortreten; bei Kulturpflanzen nimmt die Fruchtbarkeit trotz Selbstbestäubung bisweilen sogar zu. Auch ruft Kreuzung nicht durchweg die ihr von Darwin zugeschriebene Kräftigung der Nachkommenschaft hervor. Sich selbst befruchtende Pflanzen

befinden sich keineswegs in krankhaftem Zustande; es erzeugen vielmehr zahlreiche unscheinbare Blumen fast unausgesetzt ihre Samen durch Selbstbefruchtung und sind unter Umständen fruchtbarer als Pflanzen, deren Kreuzung von Insekten abhängt. In der englischen Flora überwiegen unter den weitverbreiteten Arten die sich selbst befruchtenden; auch besitzen manche eingewanderten Pflanzen mit Selbstbefruchtung eine solche Lebenskraft, dass sie die einheimische Vegetation zu verdrängen vermögen. Selbstbefruchter können daher als Sieger aus dem Kampfe um das Dasein hervorgehen.

Diese Einwürfe sind vom historischen Standpunkt nur dann verständlich, wenn man berücksichtigt, dass manche besonders lebhaft für Darwin eintretenden Biologen Kreuzung für allein vorteilhaft, Selbstbefruchtung für durchweg schädlich erklärt haben. Wie aber in unserer Analyse von Darwin's blütenbiologischen Hauptwerken (s. p. 194) gezeigt ist, war derselbe von einer so unberechtigten Annahme weit entfernt und hat im Gegenteil mehrere der von Henslow zu Gunsten der Selbstbefruchtung angeführten Thatsachen z. B. bei *Ipomoea purpurea* und *Mimulus luteus* selbst entdeckt. Ebenso war es ein Hauptverdienst H. Müller's, dass er in seinem Werke über Befruchtung der Blumen für jede einzelne Pflanzenart zu ermitteln suchte, in welchem Grade Selbstbestäubung möglich oder verwirklicht erscheint (s. p. 174). Das thatsächliche Vorkommen von zahlreichen, sich mehr oder weniger ausschliefslich selbstbefruchtenden Pflanzen, die vielfach auch normale Fruchtbarkeit und Lebenskraft besitzen, bildet somit keinen stichhaltigen Einwurf gegen die Auffassung Darwin's über das Verhältnis von Selbstbefruchtung und Kreuzung. Der Satz, dass keine Pflanze sich auf die Dauer vieler Generationen ohne Einbufse ihrer Lebensfähigkeit selbst befruchte, ist doch nur der kurz formulierte Ausdruck für die aufserordentlich zahlreichen Thatsachen, welche die Beobachtung über die Fremdbestäubung der Blumen — sei es durch Wind, Wasser oder Tiere — erkennen lässt, und welche ohne die jenem Satze zu Grunde liegende Voraussetzung unerklärt sein würden. Wer letztere nicht anerkennt, mag eine bessere Erklärung für die Korrelationserscheinungen zwischen Blumeneinrichtungen und Blumenbestäubern aufzustellen versuchen. Jedenfalls steht aber fest, dass alle jene Korrelationserscheinungen, sowie auch die zahlreichen damit zusammenhängenden Sexualeinrichtungen wie Geschlechtertrennung, Dicho-

gamie, Heterostylie, Selbststerilität u. a. durch die Annahme eines etwaigen gröfseren biologischen Nutzens der Selbstbefruchtung im Vergleich zu Kreuzung absolut unerklärbar sind — und damit fallen auch alle zu Gunsten der Selbstbefruchtung von Henslow und sonstigen Gegnern der Darwin-Müller'schen Blumentheorie vorgebrachten Gründe in sich zusammen, so dass letztere für uns kein weiteres Interesse haben. Dass Selbstbefruchtung unter bestimmten, durch die blütenbiologische Forschung der letzten Jahrzehnte genauer ermittelten Umständen den einzig möglichen Weg darstellt, auf welchem einzelne oder auch sämtliche Individuen einer Species — bisweilen auch in einer längeren Reihe von Generationen — die sexuelle Zeugung thatsächlich vollziehen, sofern sie nicht lieber völlig auf vegetative Vermehrung zurückgreifen, ist allerdings richtig. Aber dieser Weg kennzeichnet sich schon dadurch als biologisch unvorteilhaft, dass er nur von einer verschwindenden Minorität von Blütenpflanzen — gleichsam in äufserster Notwehr gegen die Ungunst der Lebensbedingungen — betreten wird, wobei dann ausschliefslich kleistogame Blüten ohne die chasmogame Nebenform entstehen. Nur solche Pflanzen können als eine wirkliche Ausnahme des erwähnten Satzes von Darwin gelten! Wäre umgekehrt Selbstbefruchtung das dem Zeugungszwecke am besten dienende Ideal der Natur, so würde zweifellos die Mehrzahl der Phanerogamen die einfache, ökonomische und trotzdem hervorragend fruchtbare Form der kleistogamen Blüten als einzige Blütenform besitzen. Statt dessen zieht es die überwiegende Zahl der Blütenpflanzen vor, sich sowohl den Weg der Selbstbefruchtung als auch den viel schwierigeren und daher oft nur durch sonderbare und kostspielige Mittel erreichbaren Weg der Kreuzung je nach dem Bedürfnis der Lebensbedingungen offen zu halten. In letzter Instanz scheinen innere Form- und Stoffverhältnisse der bei dem Befruchtungsakt zusammentretenden Sexualzellen selbst den wesentlichsten Unterschied zwischen Selbstbestäubung und Kreuzung auszumachen — eine Vorstellung, die freilich in der Epoche bis 1882 nur andeutungsweise in Darwin's Schriften (s. p. 206) ausgesprochen wurde. Soviel lassen aber die bisherigen Kultur- und Bestäubungsversuche der Pflanzenzüchter erkennen, dass Selbstbefruchtung und Inzucht die Vererbung und Fixirung schon vorhandener Anlagen, Fremdbefruchtung und Kreuzung mit einem frischen Stamm dagegen die Kräftigung, Umformung und Neuschaffung der Anlagen begünstigt.

In dieser Hinsicht hat jede Zeugungsform ihre besonderen Vorteile und kann nicht ohne weiteres durch die andere ersetzt werden.

Die beste Darstellung, die wir von dem allgemeinen Standpunkt der Blütenbiologie während der Darwin'schen Epoche (bis 1878) besitzen, rührt von Errera und Gevaert her, die in einer sehr inhaltsreichen Abhandlung (Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs etc., Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique. T. XVII, p. 38—248) die sämtlichen bis dahin bekannten Sexual- und Bestäubungseinrichtungen in zusammenfassender Weise unter einheitliche Gesichtspunkte brachten. Gleichzeitig benutzten sie dabei für die verschiedenen Formen der Bestäubung, Befruchtung, Geschlechtsvariation u. a. eine Terminologie, die sich in der Folgezeit allgemein eingebürgert hat.

Als Arten der Bestäubung und Befruchtung unterschieden sie (a. a. O., p. 57):

1. Autogamie (findet zwischen den Sexualzellen derselben Blüte statt). Ist sie wirksam: Autokarpie.
 - Direkte Autogamie (wird durch den Blütenbau selbst veranlasst). Ist sie wirksam: Direkte Autokarpie.
 - Indirekte Autogamie (wird durch äufsere Agentien veranlasst). Ist sie wirksam: Indirekte Autokarpie.
2. Allogamie*) (findet zwischen den Sexualzellen verschiedener Blüten statt). Ist sie wirksam: Allokarpie.
 - Geitonogamie (findet zwischen den Sexualzellen verschiedener Blüten desselben Individuums statt). Ist sie wirksam: Geitonokarpie.
 - Xenogamie (findet zwischen den Sexualzellen verschiedener Stöcke statt). Ist sie wirksam: Xenokarpie.

Die schärfere Trennung der Geitonogamie (Nachbarbestäubung) von der Xenogamie (Kreuzung) war insofern von Bedeutung, als die Bestäubungsversuche Darwin's in zahlreichen Fällen die günstigeren Wirkungen der Kreuzung mit einem frischen Stamm im Gegensatz zu Inzucht oder Kreuzung unter Verwandten

*) Der Ausdruck Autogamie wurde von Delpino (Sugli apparecchi della fecundazione nelle piante antocarpee 1867, p. 36) eingeführt; die Unterscheidung von Autogamie, Allogamie, Geitonogamie und Xenogamie hat Kerner (Die Schutzmittel der Blüten 1876, p. 192) zuerst begründet.

hatten hervortreten lassen. Bei der Nachbarbestäubung kann man zweifelhaft sein, ob sie mehr der Selbst- oder der Fremdbestäubung an die Seite zu stellen ist. Nach den wenigen Versuchen, die Darwin über diesen Punkt (s. p. 196 die Tabelle C) angestellt hat, scheint die Geitonogamie weniger vorteilhaft als Xenogamie zu sein. Auch ist an sich klar, dass zwei Blüten desselben Pflanzenexemplars in viel höherem Grade den nämlichen Lebensbedingungen unterworfen sind, als solche an zwei verschiedenen Stöcken, so dass in ersterem Falle eine viel geringere Differenz ihrer Sexualzellen anzunehmen ist, als in letzterem. Andrerseits können aber zwei Blüten desselben Pflanzenindividuums sowohl morphologisch als sexuell so verschieden sein, dass bei einer Verbindung zwischen ihnen ein stärkerer Gegensatz der Sexualzellen hervorgerufen wird, als bei Kreuzung zwischen morphologisch und physiologisch gleichwertigen Blüten verschiedener Stöcke. Errera und Gevaert nehmen (a. a. O., p. 73) an, dass im Allgemeinen die Geitonogamie an Wirksamkeit der Autogamie überlegen sei, aber in seltenen Fällen die Sexualelemente derselben Blüte doch stärker als gewöhnlich differenziert sein können; es sei dies z. B. bei einzelnen adynamandrischen Pflanzen, die durch eine leichte Umänderung der Existenzbedingungnn autokarp geworden sind, und auch bei den von Darwin beobachteten, bei Autogamie sehr fruchtbaren Varietäten von *Mimulus luteus* u. a. anzunehmen; hier sei dann die Autogamie in der That vorteilhafter als Geitonogamie. Die beiden Autoren nehmen die bisher beobachteten Fälle, in denen strenge Autogamie sich der Kreuzung zwischen den Blüten desselben Stockes oder denen naher Verwandten oder zwischen Pflanzen gleicher Kultursätze überlegen gezeigt hat, im Einzelnen durch und kommen zu dem Ergebnis, dass in gewissen Fällen die Geitonogamie einen Vorsprung vor Autogamie hat. Dies wird dadurch bestätigt, dass es eine Reihe von Blüteneinrichtungen z. B. bei *Valeriana officinalis, Cornus sanguinea, Jasione montana,* bei vielen *Kompositen* und Pflanzen mit dicht- und kleinblütigen Inflorescenzen giebt, die entschieden auf Geitonogamie im Falle ausbleibenden Insektenbesuches berechnet sind. Ähnliches scheint für die von Delpino als Umkriechungseinrichtungen (*Rohdea japonica, Anthurium, Dorstenia, Chrysosplenium* u. a.) bezeichneten Blumenvereinigungen, sowie auch für monöcische Pflanzen zu gelten. Hinsichtlich der kleinblütigen und zwergwüchsigen Pflanzenspecies, die sich fast ausschliefslich auf

autogamen Wege fortpflanzen (den kleinblütigen Typus Delpino's) bemerken Errera und Gevaert, dass diese Pflanzen vielfach zu einer Jahreszeit blühen oder an Orten wachsen, wo Insektenbesuch völlig fehlt; besonders sei dies bei den kleinblütigen Formen solcher Arten wahrzunehmen, die wie *Euphrasia officinalis, Lysimachia vulgaris* u. a. aufserdem in einer auffälligen, insektenblütigen Form existieren. Hieraus sei zu schliefsen, dass solche Gewächse ihre ursprünglich grofse und auffallende Krone, ihren Geruch, die Honigabsonderung u. a. infolge ungünstiger, äufserer Umstände verloren und dann, um sich erhalten zu können, auf dem Wege natürlicher Auslese einen hohen Grad von autokarper Fruchtbarkeit erworben hätten. Offenbar ist es für eine Art vorteilhaft, sich im Kampfe um das Dasein eine noch unbesetzte Stelle im Naturhaushalt zu sichern, und wenn diese Stelle nicht umfangreich ist, wird die Pflanze dabei am meisten durch Verringerung ihrer Wuchsgröfse Erfolg haben. Durch korrelatives Wachstum verkleinert sich daher auch die Blüte, und wenn die Pflanze versteckte Standorte bewohnt, die von Insekten nicht besucht werden, fehlt es an Antrieb für die natürliche Auslese, die Gröfse der Krone, die Honigabsonderung u. dergl. zu steigern (a. a. O., p. 77).

Die Anwendung der Darwin'schen Selektionstheorie auf die Erklärung der Blumeneinrichtungen führt auf die Vorstellung, dass selbst sehr geringfügige Variationen der Blütenstruktur eine grofse Bedeutung für die Sicherung der Fremdbestäubung haben und die Fortdauer resp. das Aussterben gewisser Formen bedingen können. Hierfür lieferten Errera und Gevaert durch genaue blütenbiologische Untersuchung mehrerer Varietäten von *Pentstemon Hartwegi* Benth. und *P. gentianoides* G. Don. ein sehr schönes Beispiel. Sie fanden nämlich, dass unter fünf solchen Varietäten von den kreuzungsvermittelnden Insekten nur die Blumen einer einzigen regelmäfsig ausgebeutet und gekreuzt wurden, die sich durch eine anscheinend unbedeutende Verschiedenheit ihres Staminodiums (d. h. des fünften sterilen Staubgefäfses) von den übrigen untersuchten Pentstemonformen unterschied. Das Staminodium ist bei genannter Gattung in einem gewissen Abstande von der Basis der Korolle auf deren Innenwand inseriert und biegt sich von der Insertionsstelle derart in das Innere der Blume hinein, dass ein in letztere eindringendes Insekt von normaler Leibesgröfse mit seinem Saugorgan nur rechts und links von dem als Sperre dienenden Stami-

nodium den von der verdickten Basis zweier seitlichen Stamina abgesonderten und im Blütengrunde geborgenen Honig zu erreichen vermag. Beträgt der Abstand zwischen der Korollenbasis und der Umbiegungsstelle des Staminodiums z. B. 13 mm wie bei der scharlachblütigen Varietät von *P. Hartwegi* oder 8 mm wie bei der violetten von *P. gentianoides,* so kann in ersterem Fall ein Insekt mit der Rüssellänge von 8 mm den Honig nicht erreichen. Die violette Varietät ist also infolge des nur 5 mm betragenden Unterschieds in der Insertionshöhe des Staminodiums den übrigen Abänderungen gegenüber im Vorteil und wird auch thatsächlich von den Blumenbesuchern mit entsprechender Rüssellänge bevorzugt. Errera und Gevaert widmeten nun der genannten Untersuchung aller bei den genannten Arten von *Pentstemon* in Betracht kommenden Blütenstrukturverhältnissen einen grofsen Teil (p. 182 bis 248) ihrer Abhandlung, die nach H. Müller's (Botan. Jahresbericht 1878. I, p. 311) Urteil als „die bisjetzt ausführlichste Erörterung einer bestimmten Bestäubungseinrichtung vom Standpunkt der Selektionstheorie“ und für die Descendenztheorie überhaupt als höchst wertvoll zu bezeichen ist. Freilich macht die Komplikation der bei *Pentstemon* vorliegenden Bestäubungseinrichtungen noch weitere, ergänzende Untersuchungen bei den übrigen Arten dieser Gattung notwendig, zu denen auch der Verfasser dieses Buches einen Beitrag geliefert hat (vergl. Loew, Blütenbiologische Beiträge I. in Pringsh. Jahrb. XXII, p. 475—485). Auf eine Kritik dieses Teils der Arbeit von Errera und Gevaert muss an dieser Stelle verzichtet werden.

Ein nicht geringes Verdienst erwarben sich die ebengenannten Autoren durch übersichtliche Zusammenstellung aller bis 1878 bekannt gewordenen Kategorien von Geschlechts- und Bestäubungseinrichtungen in folgender Tabelle (a. a. O., p. 162, 163).

I. Individuen monomorph (d. h. die Blüten sämtlicher Individuen stimmen überein).

1. Blüten monomorph. Alle Blüten gleich und zwittrig.

A. Kleistogamie (Kuhn). Sämtliche Blüten bleiben für immer geschlossen; Kreuzung ist unmöglich.*)

*) Für diese Kategorie kannten Errera und Gevaert noch kein sicheres Beispiel; die später von Burck bei *Myrmecodia* und *Anonaceen* aufgefundenen Fälle (s. oben p. 311 Anm.) völlig geschlossener, aber nicht reducierter Blüten sind dieser Abteilung zuzurechnen.

B. Chasmogamie (Axell). Alle Blüten öffnen sich; Kreuzung ist immer möglich.

a. Direkte Autogamie. Der Pollen fällt unmittelbar auf die Narbe derselben Blüte.

*Direkte Autokarpie. Die Selbstbestäubung ist wirksam: *Trifolium arvense*.

**Keine direkte Autokarpie. Die Selbstbestäubung bewirkt keine Befruchtung: *Corydalis cava*.

b. Keine direkte Autogamie. Der Pollen fällt nicht unmittelbar auf die Narbe.

*Herkogamie (Axell). Die reifen Antheren und Narben sind räumlich von einander abgesondert: *Anacamptis pyramidalis*.

**Dichogamie (Sprengel). Die Antheren und Narben reifen zu verschiedener Zeit.

†Proterandrie (Delpino). Die Antheren öffen sich vor Empfängnisreife der Narben: *Teucrium Scorodonia*.

††Proterogynie (Delpino). Die Narben sind vor der Öffnung der Antheren empfängnisreif: *Aristolochia Clematitis*.

2. Blüten pleomorph. Die Blüten des nämlichen Individuums sind verschieden.

A. Chasmo-Kleistogamie (Delpino). Die stets zwittrigen Blüten unterscheiden sich durch die Bestäubungseinrichtung, die einen sind kleistogam, die andern chasmogam: *Oxalis Acetosella*.

B. Monöcie. Die Blüten des nämlichen Stockes unterscheiden sich durch ihr Geschlecht; es sind stets einige nichtzwittrige Blüten vorhanden.

a. Dimonöcie. Die Blüten desselben Exemplars sind zweierlei Art.

*Andromonöcie (Darwin). Blüten zwittrig und männlich: *Veratrum album*.

**Gynomonöcie (Darwin). Blüten zwittrig und weiblich: *Parietaria officinalis*.

***Agamomonöcie. Blüten zwittrig und geschlechtslos: *Viburnum Opulus*.

****Eigentliche Monöcie oder Androgynie (Linné). Blüten männlich und weiblich: *Cucurbita Pepo*.

b. Trimonöcie. Die Blüten desselben Exemplars sind dreierlei Art.

Monöcische Polygamie (Darwin). Blüten zwittrig, männlich und weiblich: *Saponaria ocymoides*.

II. Individuen pleomorph. Es sind mehrere durch ihre Blüten verschiedene Arten von Stöcken vorhanden.

A. Heteromesogamie. Die Individuen unterscheiden sich durch die Bestäubungseinrichtung ihrer Blüten.

a. Auto-Allogamie. Manche Individuen einer Species sind für Autogamie, andere für Allogamie eingerichtet: *Viola tricolor* (desgl. *Erodium cicutarium, Convallaria majalis* u. a. nach Ludwig).

b. Homo-Dichogamie (Errera und Gevaert). Manche Individuen sind homogam, andere dichogam: *Ajuga reptans*.

c. Anemo-Entomophilie. Manche Individuen sind für Insektenbestäubung, andere mehr für Windbestäubung eingerichtet: *Plantago media*.

d. Di-Entomophilie. Eine Gruppe von Individuen ist einer bestimmten Insektenklasse, eine zweite einer anderen Insektenabteilung angepasst: *Iris Pseudacorus* (mit Fliegen- und Hummelform der Blüten nach Müller), desgl. *Primula farinosa* (mit Bienen- und Falterform) u. a.

B. Heterostylie (Hildebrand). Die Individuen unterscheiden sich in der räumlichen Stellung der Geschlechtsorgane; die Verbindung zweier Individuen ungleicher Form ist zu vollkommener Fruchtbarkeit notwendig.

a. Heterodistylie. Mit zwei Arten von Individuen, die einen lang-, die anderen kurzgriffig: *Primula elatior*.

b. Heterotristylie. Mit drei Arten von Individuen mit lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten: *Lythrum Salicaria*.

C. Heterodichogamie. Die Individuen unterscheiden sich zeitlich durch die Reihenfolge des Reifens ihrer Geschlechtsorgane: *Juglans regia*.

D. Polyöcie. Die Individuen unterscheiden sich durch das Geschlecht.

a. Diöcie. Die Individuen sind zweierlei Art.

*Androdiöcie (Darwin). Auf einem Exemplar zwittrige, auf einem anderen weibliche Blüten: *Dryas octopetala*.

**Gynodiöcie (Darwin). Auf einem Exemplar zwittrige, auf einem anderen männliche Blüten: *Thymus Serpyllum.*

***Eigentliche Diöcie (Linné). Auf einem Exemplar männliche, auf einem zweiten weibliche Blüten: *Salix Caprea.*

b. Triöcie oder triöcische Polygamie (Darwin). Auf einem Exemplar zwittrige, auf einem zweiten männliche, auf einem dritten weibliche Blüten: *Fraxinus excelsior.*

Diese Einteilung, zu deren näherer Begründung Errera und Gevaert zahlreiche Originalbeobachtungen und neue Beispiele beibringen, hat sich auch in der Folgezeit bewährt; nur haben sich die Formen der Sexualvariation (besonders nach Untersuchungen von Warming, Ludwig, Kirchner, Schulz u. a.) noch als viel mannigfaltiger herausgestellt, als es im Jahre 1878 bekannt war, da z. B. auch Fälle existieren, in denen dieselbe Pflanzenart andromonöcisch und androdiöcisch oder gynomonöcisch und gynodiöcisch oder auch gleichzeitig andromonöcisch und androdiöcisch, sowie gynomonöcisch und gynodiöcisch auftritt; für diesen Fall habe ich (vergl. Die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen der nämlichen Art, in: Humboldt. VIII. p. 178 ff.) die Bezeichnung Pleogamie vorgeschlagen, die einseitig männlich oder einseitig weiblich oder gleichzeitig männlich und weiblich entwickelt sein kann. Unter den Sexualvariationen obiger Tabelle fehlt ferner der Fall des zeitlichen Geschlechtswechsels, wobei z. B. eine diöcische Art auf einem bestimmten Stock in einem Jahre männliche, in einem später folgenden weibliche Blüten hervorbringt, desgl. der bei *Petasites officinalis* und einigen anderen Kompositen längst bekannte Fall der unvollständigen Diöcie, bei dem die weiblichen Stöcke in der Mitte der Köpfchen eine geringe Zahl männlicher Blüten, die männlichen Stöcke im Umkreis der Köpfchen einige weibliche Blüten führen, sowie der Fall der triöcischen Androgynie z. B. von *Viscum album*, das aufser in männlichen und weiblichen Stöcken auch monöcisch auftritt, und mehrere andere Vorkommnisse polyöcischer Geschlechtsverteilung z. B. bei *Aruncus silvester* u. a. Endlich ist als neuhinzugekommene Variante der Bestäubungseinrichtung auch die Homo-Heterostylie von *Menyanthes trifoliata* zu erwähnen, die in Grönland nach Warming's Beobachtungen nicht wie bei uns heterostyl, sondern mit einem in der Höhe der Antheren endigenden Griffel auftritt.

Zur Charakteristik der biologischen Anschauungen am Ende der siebziger Jahre mag hier in freier Übersetzung der Schluss der Abhandlung von Errera und Gevaert (p. 175—178) wiedergegeben werden, der in gewissem Sinne die Hauptgedanken der darwinistischen Zeitepoche abspiegelt.

„Die prächtigen oder bizarren Blumenformen, die in ihrem Farbenschmelz glänzen und die Luft mit ihrem Wohlgeruch erfüllen, haben sich unter dem indirekten Einfluss der Insekten und einiger Vögel herausgebildet. Würden die geflügelten Insekten aus Europa verschwinden, so würden nur die Gewächse, die sich schrittweise zu Windblütern oder Kleistogamen umzugestalten vermögen, dem Aussterben entgehen. Das ist durchaus keine Übertreibung! Ein Gebiet, in dem die Fliegen, Bienen, Wespen, Falter oder Kolibris völlig fehlen, kann nur eine traurige und eintönige Flora ohne Blumengeruch und Blütenpracht haben; so ist es z. B. auf Kerguelenland. Das sind nicht Hypothesen, sondern Thatsachen von wissenschaftlicher Wahrheit und wertvollem Inhalt! Ein Rückblick auf das bisher Erörterte zeigt uns die Festigkeit des Gebäudes, so dass wir nirgend den Boden unter den Füssen zu verlieren fürchten brauchen. Die grofsen Thatsachen der Variation und Vererbung sind so allgemein, dass sie aller Welt geläufig sind, und so sicher, dass niemand sie in Zweifel ziehen kann. Der Kampf um das Dasein und die Auslese des Passendsten stellen sich als unvermeidlich dar, und ihre Wirkungen verlaufen gewissermafsen mit der Notwendigkeit des Schicksals, wie die Gesetze der anorganischen Welt: mit diesen Worten erkennt ein lebhafter Gegner des Transformismus (Quatrefages, Espèce humaine 1877, p. 68—69) denselben an. Sie gehen mit Notwendigkeit aus dem Umstande hervor, dass die Organismen zu unbegrenzter Vervielfältigung streben, während der bewohnbare Raum beschränkt und die Nahrungsquellen begrenzt sind. Schliefslich haben die Vorteile der Kreuzung, ihr wohlthätiger Einfluss auf die Lebenskraft und die Fruchtbarkeit der Nachkommen, einen Beweis durch das Experiment gefunden. Ruht nicht die neue Theorie über den Ursprung der Blumenformen auf dieser vierfachen, unerschütterlichen Grundlage? Von dem Tage, an dem zum erstenmal ein Insekt eine Blüte ausgebeutet und deren von Fruchterfolg begleitete Bestäubung vollzogen hatte, musste jede Variation, die den Insektenbesuch und die Kreuzung der Pflanzen begünstigte, durch das Überleben des Passendsten

im Kampfe um das Dasein erblich befestigt werden. Und durch allmähliche Fixierung nützlicher Abänderungen, durch fortgesetzte Zufügung neuer Besonderheiten zu den schon erworbenen, mussten sich die Blüten mehr und mehr specialisieren und zuletzt nach so vielen Tausenden von Jahren, die uns von der Anfangsepoche trennen, die hohe Vollkommenheit erreichen, die wir gegenwärtig an ihnen bewundern!"

„Es wäre jedoch unrichtig, zu glauben, dass Alles und Jedes im Blütenbau von der Anpassung an bestäubungsvermittelnde Insekten herrührt. Es giebt auch Einrichtungen zur Abwehr gegen unberufene Blumengäste, Schutzmittel für den Nektar, den Pollen und das Ovar gegen Wetterungunst, Vorkehrungen für die künftige Aussäung u. a. Bau und Lebensthätigkeit jeder Blüte — und überhaupt jedes Teils eines lebenden Organismus — sind die Resultante zahlreicher Kräfte, die sich durchkreuzen, sich gegenseitig verstärken oder in verschiedenem Grade aufheben. Diese unendlich variierten Faktoren kann man nach ihrer allmählich gesteigerten Zusammengesetztheit in 5 Gruppen bringen:

1. Grundgesetze der leblosen Materie. — 2. Gesetze des Wachstums. — 3. Vererbung ohne Abänderung. — 4. Vererbung unter natürlicher Auslese. — 5. Individuelle Variationen."

„Bei dem gegenwärtigen Stande des Wissens sind diese fünf Klassen von Erscheinungen noch nicht auf einfachere Vorgänge zurückführbar, und unsere Analyse muss Halt machen, sobald wir Alles an eine oder die andere dieser Grundthatsachen angeknüpft haben."

„1. Gewisse Merkmale des Baues und der Funktion sind nur der notwendige Ausdruck mathematischer, physischer, chemischer, mechanischer Gesetze, die ebenso den Aufbau der lebenden Zellen wie den der leblosen Moleküle beherrschen, wie z. B. die Form der Krystalle, Krystalloide, der Stärkemehlkörner, der regelmäfsige Verlauf der Wandungen von Zellen, die allseitig von ähnlichen Zellen umgeben werden, die chemischen Reaktionen im Innern der Zellen u. a. Diese Eigenschaften sind die allgemeinsten von allen."

„2. Es giebt ferner Merkmale, die bisher nicht auf die Fundamentalgesetze der Materie zurückgeführt werden konnten, aber sich doch aus sehr allgemeinen Gesetzen des organischen Wachstums herleiten. Die Wiederergänzung abgeschnittener Teile bei niederen Organismen, die Erscheinungen der korrelativen

Abänderung, der Kompensation u. a. gehören zu dieser Gruppe. Als Beispiel für letztere lässt sich z. B. die Verkümmerung der Sexualorgane in den stark vergröfserten, peripherischen Blüten gewisser Kompositen anführen."

„3. Andere Merkmale treten nur darum an einem bestimmten Organismus auf, weil sie ihm durch eine lange Reihe von Vorfahren überliefert sind, so z. B. bei vielen Dikotylen die Fünfzähligkeit, das Vorkommen von 5 Blattkreisen der Blüte, die Anwesenheit rudimentärer Organe u. a. Derartige Charaktere sind das gemeinsame Erbstück grofser Artgruppen."

„4. Es existieren ferner Merkmale, die in der Geschichte einer Art jüngeren Datums sind und ihr nicht durch die Vorfahren überliefert werden. Sie gehen aus Variationen hervor, die in verhältnismäfsig später Zeit durch natürliche Auslese als nützlich im Kampfe um das Dasein befestigt worden sind. In der Blüte gehören z. B. alle die Eigenschaften hierher, durch welche sich ihre Befruchtung von der ihrer Verwandten unterscheidet u. a. Es sind dies in erster Stelle die Merkmale der Anpassung."

„5. Schliefslich unterscheidet sich stets jedes Individuum von den übrigen derselben Art in gewissen nebensächlichen Einzelheiten. Diese sind die Wirkung individueller Variationen, deren Ursprung in der Mehrzahl der Fälle sehr dunkel ist. Die individuellen Besonderheiten sind nicht, wie man häufig annimmt, die direkte Wirkung äufserer Umstände, denn eine Veränderung der Umgebung ruft gewöhnlich nur das Variieren überhaupt, nicht aber eine bestimmte Variation hervor. Wir vereinigen daher unter dem Namen von individueller Variation alle die noch wenig studierten Faktoren, die den sehr unbestimmten, schwankenden und schwer definierbaren, individuellen Charakter eines Organismus bedingen."

„Beiläufig ist zu bemerken, dass die Merkmale der Organismen uns um so mehr mit dem Stempel der Notwendigkeit geprägt erscheinen, je mehr ihre bestimmenden Ursachen zusammengesetzter Art sind: die Eigenschaften, die von der erstgenannten Gruppe von Erscheinungen abhängen, machen den Eindruck, absolut notwendig zu sein, die der letzten Gruppe erscheinen dagegen als völlig willkürlich."

„Im Hinblick auf den Widerstreit von Ursachen, deren Resultante ein jedes Individuum darstellt, ist es begreiflich, dass wir oft nicht wissen, auf welche Ursache diese oder jene Einzelheit im Bau oder der Funktion zu beziehen sei. Aber wir wissen

sicher, dass alle Eigenschaften eines Organismus, von seinem Habitus bis zu der unsichtbaren Anordnung seiner Plasmamoleküle, sich erklären lassen entweder als individuelle Variationen oder als direkte Wirkung der natürlichen Auslese oder als ein von Art zu Art übertragenes Erbstück oder als Folge von Gesetzen, die mehr oder weniger unmittelbar aus den Grundeigenschaften der Materie stammen. Nirgend in der Natur giebt es eine Stelle für Zweckmäfsigkeit, nirgend in der Wissenschaft können zwecksetzende Ursachen zugegeben werden. Zu sagen, dass das Auge zum Sehen konstruirt ist, oder dass irgend ein Insekt geschaffen sei, um eine bestimmte Pflanze zu befruchten, bringt unser Wissen nicht um einen Schritt vorwärts. Die Unvollkommenheit der Anpassungen, die rudimentären Organe und zahlreiche ähnliche Thatsachen erheben sich gegen die Annahme zwecksetzender Ursachen als ebensoviele unwiderlegbare Einwürfe. Aber selbst wenn wir diese Thatsachen vergäfsen und die Einwürfe übersehen wollten, zu was kann denn die teleologische Erklärung uns nützen? Zu nichts anderem als zur Verschleierung unserer Unwissenheit — umsomehr ein Grund, um jene zu verdammen!"

„Schliefslich entsteht die Frage, welche Bedeutung das Studium der Blütenbestäubungseinrichtungen hat. Es hat eine grofse Anzahl überraschender Thatsachen enthüllt, und sein Einfluss erstreckt sich auf die Physiologie, Morphologie und Geographie der Pflanzen, sowie der Insekten. Aber was ihm einen hohen Rang sichert, ist der von ihm ausgehende Zuwachs an theoretischem Wissen: es trägt zur Lösung des Erkenntnisproblems bei. — Schutzeinrichtungen aller Art gegen Selbstbefruchtung, verwickelter Bau und Schönheit der Blumen, Honigabsonderung, Farbenpracht, Blumengeruch erscheinen als ebensoviele Rätsel, wenn wir sie nicht aus den Vorteilen der Kreuzung und den Insektenbesuchen erklären. Das Studium, das Sprengel begann und das durch den Darwinismus seine wahre wissenschaftliche Richtung erhielt, wirft ein unerwartetes Licht auf einige Maschen des gewaltigen Netzes von gegenseitigen Wirkungen und Gegenwirkungen innerhalb der Organismenwelt: darin liegt sein Wert und seine philosophische Bedeutung." —

Ein solcher Panegyrikus auf die Fortschritte der Blütenbiologie im Zeitalter Darwin's durfte in einem historischen Bilde als charakteristischer Zug nicht fehlen! Noch ganz andere Posaunentöne sind in zahlreichen populären Aufsätzen sämtlicher

Kultursprachen zum Ruhme der neuen Forschungsrichtung in die Welt geblasen worden. Wer mit nüchternen Augen das allgemeine Facit jener Epoche an wissenschaftlicher Forschung auf dem Felde der Blütenbiologie betrachtet, wird gestehen müssen, dass noch ein ungemein grofser Rest von Erscheinungen in der Lebensgeschichte der Blüte zurückgeblieben ist, zu dessen Erklärung auch der Darwinismus nicht ausreicht. Versucht man die allgemeinen Principien über den Ursprung der Blumen auf konkrete Fälle, wie z. B. bestimmte Pflanzengruppen anzuwenden, deren Verwandtschaftsverhältnisse genau bekannt sind, so ergeben sich zahlreiche Schwierigkeiten und Widersprüche. Im Zeitalter Darwin's wurde nur ein neuer Schritt zur Lösung von Problemen gemacht, an denen die naturwissenschaftliche Forschung arbeiten wird, so lange neue Thatsachen entdeckt und neue Hilfsmittel der Beobachtung und des Experiments erschlossen werden können. Die bisher erreichte Stufe erscheint recht bescheiden im Hinblick auf die Hindernisse, die sich dem weiteren Fortschritt des Wissens und der Erkenntnis entgegentürmen. Die historische Betrachtung des Entwickelungsganges innerhalb eines Forschungszweiges hat vor allem den Nutzen, dass sie Übertreibungen als solche erkennen und z. B. auf dem Gebiete der Blütenbiologie die Leistungen eines Darwin an denen eines Sprengel oder Kölreuter abmessen lehrt.

Eines der Gebiete, auf dem sich die blütenbiologische Spekulation nicht gerade mit Erfolg bewegt hat, bildet das Kapitel der Anlockungsmittel. Besonders war es die Blumenfarbe, die nach dieser Richtung hin ausgebeutet wurde. So entwickelte Grant Allen (The Colours of Flowers, London 1882) eine Theorie, nach der bei Ausprägung der ersten Insektenblüten zunächst ein Teil der Staubgefäfse sich zu Blumenblättern umgestaltet hätte und daher die ursprüngliche Farbe derselben das Gelb gewesen sein müsse; aus diesem hätten sich dann in einer bestimmten Reihenfolge die Farben weifs, rot, purpur, violett und blau in Zusammenhang mit dem ebenfalls allmählich sich entwickelnden Farbensinn der blumenbesuchenden Insekten ausgebildet. Die gelben und weifsen Blumen sind nach dieser Anschauung die am wenigsten fortgeschrittenen und werden daher auch nur von dem Pöbel des Insektenvolkes besucht; am höchsten stehen purpurne und blaue Blumen, die von der Elite der Bienen und Falter bevorzugt werden, während die roten Blumen und ihre Besucher

eine mittlere Stufe einnehmen. Wo dieses Gesetz nicht passt, werden Rückschritte in der Farbenentwicklung — so z. B. für hochspecialisierte Blumen von gelber Farbe wie *Impatiens Noli tangere*, *Mimulus luteus*, *Galeobdolon luteum* u. a. — angenommen. Als völlig degeneriert betrachtet Grant Allen die grünen Blumen und die Windblüten, unter denen selbst die der Gramineen, Cyperaceen und der Kätzchenbäume heruntergekommene Insektenblüter seien. (Vergl. Bot. Jahresb. 1881, I, p. 504—5.) Ähnlichen Hypothesen begegnen wir in zahlreichen populären Schriften und Aufsätzen über Blumen und Insekten. Auch H. Müller betrachtete vom Standpunkte seiner Blnmentheorie die Blumenfarbe als Züchtungsprodukt der Blumenbesucher, die entsprechend ihren besonderen Neigungen, Bedürfnissen und Gewohnheiten auf die Ausprägung der Pigmente ebenso gewirkt haben sollen, wie die auslesende Thätigkeit der Menschenhand auf die Gröfse und Farbenpracht der Gartenblumen. Er baute allerdings diese Annahme auf einer breiten Basis von zuverlässigen Einzelbeobachtungen auf, die ihren Wert behalten werden, auch wenn die von ihm gezogenen Schlussfolgerungen sich als verfrüht erweisen sollten. Zumal in seinem Werke über Alpenblumen (Leipzig 1881) hat er in umfassender Weise seine Ansicht über die Entwickelung der Blumenfarben zu begründen versucht und dieselbe in folgenden Sätzen (p. 530—533) zusammengefasst:

„1. Aasfliegen und sonstige Fäulnisstoff liebende Dipteren bevorzugen bei ihren Blumenbesuchen diejenigen Farben und Gerüche, durch die sie zu ihren gewöhnlichen Nahrungsquellen geleitet werden. Sie züchten daher, wo sie als Kreuzungsvermittler das entscheidende Übergewicht haben, trübe, schmutziggelbe, leichenfarbig fahlbläuliche (Unterlippe von *Ophrys muscifera*!) und schwärzlich purpurne Blumenfarben.

2. Bei den übrigen kurzrüssligen und der Gewinnung der Blumennahrung wenig oder gar nicht angepassten Blumengästen ist ein solcher Zusammenhang zwischen der Farbe ihrer Nahrung und derjenigen der von ihnen bevorzugten Blumen nicht zu erkennen. Wohl aber steht fest, dass sie von weifsen oder gelben Blumen stärker angelockt werden, als von roten, violetten und blauen Blumen.

3. Der Übergang von Windblütigkeit zu Insektenblütigkeit und die Ausprägung der niedersten Anpassungsstufen der Blumen (Pollenblumen, Blumen mit völlig offen liegendem oder nur teilweise geborgenem Honig) konnte natürlich nur unter dem

kreuzungsvermittelndem Einflusse kurzrüssliger, der Gewinnung der Blumennahrung noch nicht angepasster Insekten erfolgen. Es konnten also auch anfänglich nur einerseits die oben bezeichneten trüben, andrerseits weiſse, weiſsgelbe und gelbe Blumenfarben gezüchtet werden.

4. Sobald die gegenseitige Anpassung der Blumen und ihrer Kreuzungsvermittler bis zur Bildung vertiefter Safthalter und verlängerter Rüssel fortgeschritten war (vergl. Kosmos Bd. III, p. 408 bis 411), waren weniger lichtvolle Blumenabänderungen, da sie vorwiegend von den ausgebildetsten, eifrigsten, also auch für die Kreuzungsvermittelung brauchbarsten Gästen aufgesucht wurden, offenbar den Blumen zum Vorteil, ebenso aber auch den Insekten die Fähigkeit diese konkurrenzfreieren Honigquellen leicht aufzufinden. Wie Röhrenlänge und Rüssellänge, so mussten sich also nun auch die Ausbildung weniger lichtvoller Farben seitens der Blumen und die Fähigkeit sie zu unterscheiden, seitens der Insekten gegenseitig steigern. Die Züchtung roter, violetter und blauer Blumen, die oft, aber keineswegs immer, in dieser Reihenfolge fortgeschritten ist, musste daher auf der Anpassungsstufe der Blumen mit völlig geborgenem Honig, und die gleichzeitige Ausbildung der Fähigkeit, diese Farben leicht zu unterscheiden, auf der Anpassungsstufe mäſsig langrüssliger Falter, Bienen und Fliegen (*Syrphiden* und *Bombyliden*) ihren Anfang nehmen.

5. Von den auf diese Weise zu einem ausgebildeteren Farbensinn gelangten Blumengästen konnten diejenigen, welche nur für ihre eigene Beköstigung zu sorgen hatten (Falter, Schwebfliegen) sich der Bevorzugung ihrer Lieblingsfarben frei überlassen. Durch ihre Blumenauswahl gelangten daher hauptsächlich nur rote, violette und blaue Schwebfliegen- und Falterblumen zur Ausprägung.

6. Dagegen waren diejenigen mit ausgeprägtem Farbensinn begabten Blumengäste, die nicht nur sich selbst mit Blumennahrung zu beköstigen, sondern auch für ihre Brut massenhaft Pollen und Honig zusammenzuschleppen hatten (die Bienen), zu vielseitigerer Ausbeutung der Blumenwelt und damit zur Züchtung mannigfaltiger Blumenfarben veranlasst. In hervorragendem Grade gilt dieses, wegen der kolossalen Steigerung ihres Nahrungsbedürfnisses, von den Gesellschaftsbienen, insbesondere den Hummeln.

7. Pollenblumen hatten umsomehr Aussicht, von langrüss-

ligen Bienen und Schwebfliegen bevorzugt zu werden, je weniger kurzrüssliges und zur Kreuzungsvermittlung untauglicheres Geschmeifs sich auf ihnen einfand. Sobald daher die Anpassung blumenbesuchender Insekten bis zur Ausbildung von langrüssligen Bienen und Schwebfliegen fortgeschritten war, konnten die ursprünglich weifsen und gelben Farben der Pollenblumen von den genannten Langrüsslern in Rot, Violett und Blau umgezüchtet werden und wurden zum Teil in dieser Richtung umgezüchtet.

8. Durch die Blumenauswahl der Abend- und Nachtfalter konnten natürlich nur Blumenfarben gezüchtet werden, die in der Dämmerungsstunde, wenn bei Abwesenheit der Sonne das Himmelsgewölbe noch eine Fülle blauen Lichtes herniederstrahlt (nach E. Krause, Kosmos Bd. III, p. 48), oder im Halbdunkel der Nacht sich leicht bemerkbar machen, d. h. violette und blaue oder blassgefärbte und schweeweifse.

9. Die früher aufgeworfene Frage, ob die Entwickelung der Blumen mit der ihrer Farben in parallelen Schritten vor sich gegangen ist, muss hiernach, mit gewissen Einschränkungen, bejaht werden. In der That ist die Entwickelung der Blumen von ursprünglichen, allgemein zugänglichen zu späteren, auf bestimmte Besucherkreise beschränkten Anpassungsstufen von einer fortschreitenden Entwickelung der Blumenfarben begleitet gewesen. Rot, Violett und Blau sind, soweit die Ausprägung der Blumenfarben durch die Blumenauswahl der Insekten bedingt war, immer erst nach Weifs oder Gelb gezüchtet worden. Wir haben aber keinen Grund anzunehmen, dass die aufeinanderfolgende Entwickelung verschiedener Blumenfarben immer von einer und derselben Grundfarbe ausgegangen sei, und ganz sicher ist die Reihenfolge der aufeinander gefolgten Farben nicht immer dieselbe gewesen.

10. Die Fähigkeit rote, violette und blaue Farben zu unterscheiden, haben blumenbesuchende Fleisch- und Aasfliegen in gewissem Grade jedenfalls schon durch die Übung im Aufsuchen ihrer ursprünglichen Nahrungsquellen erlangt. Dagegen scheint sie sich bei den Faltern (oder deren Stammeltern), Bienen und langrüssligen Fliegen (*Syrphiden, Konopiden*) erst gleichzeitig und im engen Zusammenhang mit der Ausbildung langer Rüssel entwickelt zu haben.“

Diese eben citierten Schlussfolgerungen stützt Müller auf vier verschiedene Reihen von Beweisstücken, nämlich auf die Insekten-

besuche an bestimmt gefärbten Blumen, auf die Farbenauswahl der Blumenbesucher, ferner auf Vergleichung der Blumenfarben bei Pflanzen derselben Familie und endlich auf die Farbenvariationen bei der nämlichen Blumenart.

Die Blumenstatistik der alpinen, sowie der vergleichsweise mitherbeigezogenen Tieflandsflora lehrt folgende hierher gehörige Thatsachen. Zunächst zeigen einige windblütige Pflanzen wie z. B. *Luzula albida* und *lutea* in ihren auffälligen Blütenhüllen, desgl. *Plantago media* in seinem etwas klebrigen Pollen Übergänge zu Insektenblütigkeit als Beweis für die Möglichkeit einer solchen Umwandlung. Unter den Pollenblumen (*Thalictrum aquilegiaefolium, Anemone alpina* und *narcissiflora, Papaver alpinum, Helianthemum alpestre, Rosa alpina* u. a.) sind bereits sämtliche Hauptfarben: Weifs, Gelb, Rot und Blau vertreten. Sie werden vorzugsweise von Käfern, Fliegen und pollensammelnden Bienen ausgebeutet, jedoch blühen nur diejenigen unter ihnen rot und blau, die mehr oder weniger ausschliefslich von Bienen oder Schwebfliegen besucht werden; manche (wie z. B. *Cyclamen*) besitzen bereits unverkennbare Einrichtungen für Ausbeutung durch pollensammelnde Bienen.

Die offenen Honigblumen d. h. einfache, regelmäfsige Blumenformen mit unmittelbar sichtbarem, freiabgesondertem Nektar zeigen in der Alpenflora folgende Farben: grüngelb (*Veratrum, Sibbaldia, Alchemilla, Saxifraga muscoides* u. a.), gelb (*Saxifraga Seguieri* und *stenopetala, Gentiana lutea*), gelb mit orange-roten Sprenkelflecken (*Saxifraga aizoides*), weifs (*Lloydia, Saxifraga Aizoon, exarata, androsacea* u. a.), weifs mit gelben Sprenkelflecken (*Saxifraga stellaris, aspera, bryoides*), rosa-rötlich (*Gaya, Meum, Pimpinella rubra*), lebhaft rot (*Azalea procumbens*). Sie werden vorwiegend von Fliegen und blumenuntüchtigen Insekten, wenig von Faltern und noch weniger von Bienen besucht. Die Sprenkelung der Saxifraga-Arten wirkt besonders anlockend auf Syrphiden; dagegen wird die intensiver rote *Azalea procumbens* wenig von Fliegen besucht. Die rosenrötliche Farbe von *Gaya* und anderen alpinen Umbelliferen scheint klimatische Ursachen zu haben, da nach Schübeler's Untersuchungen an skandinavischen Hochgebirgspflanzen eine ähnliche Rotfärbung infolge gesteigerter Lichtwirkung eintritt.

Bei den Blumen mit teilweiser Honigbergung, deren Nektar durch Haare, Schuppen, in Einsenkungen u. dgl. versteckt

wird und nur unter besonders günstigen Umständen unmittelbar sichtbar ist (z. B. bei Arten von *Ranunculus*, *Potentilla*, *Tofieldia*, *Gagea*, *Sedum*, *Saxifraga rotundifolia*, *Fragaria* u. a.) sind intensives Gelb und Weifs die vorherrschenden Blumenfarben; das in der vorigen Abteilung häufige, schmutzige Grüngelb findet sich nur bei *Cherleria*, die ebensogut zu den offenen Honigblumen gerechnet werden könnte. Den Insektenbesuchen nach stehen die weifsen Blumen dieser Gruppe unter dem überwiegenden Einfluss der Dipteren, die gelben werden dagegen von Dipteren und kurzrüssligen Bienen (d. h. allen denjenigen, die Kirby in seiner Gattung *Melitta* zusammenfasste) gleichstark besucht. Aufserdem sind als Farben nur Weifs mit roten Sprenkelflecken (*Saxifraga rotundifolia*), Rosarot (*Ranunculus glacialis*) und Schwärzlichpurpurn (*Sanguisorba*) vertreten. Die genannte *Saxifraga*-Art wird von Schwebfliegen, *Sanguisorba* (im Tieflande) von Aasfliegen bevorzugt; die Blütenfarbe von *Ranunculus glacialis*, an dessen Besuch sich auch Falter beteiligen, könnte ebensogut auf die Blumenauswahl der letzteren, als auf die Einwirkung intensiverer Belichtung im Hochgebirge zurückgeführt werden.

Die Blumen mit vollständiger Honigbergung bilden eine umfangreiche Gruppe, da zu ihnen auch alle dicht- und kleinblütigen Inflorescenzen („Blumengesellschaften") gehören. Der Besuch von Dipteren und kurzrüssligen Insekten ist bei ihnen in viel stärkerem Verhältnis gemindert als bei den Blumen der vorigen Klasse, während umgekehrt die Zahl der an ihnen beobachteten Bienen- und Falterbesuche etwa um das Doppelte zunimmt. In auffallender Weise treten bei ihnen die roten, violetten und blauen Farben in den Vordergrund, die bei mehr als der Hälfte von ihnen vertreten sind. Damit parallel geht die Abnahme offener, regelmäfsiger Blumenformen und die Zunahme geschlossener Kronen- oder Kelchröhren (*Sileneen*, *Myosotis*, *Veronica*, *Androsace*), nach der Seite gerichteter, bilateral - symmetrischer Formen (*Polemonium*, *Veronica*), nach dem Boden gewendeter Glocken (*Vaccinium* u. a.) oder festgeschlossener Blütenteile. Daher bilden sich von dieser Gruppe aus mehrfach auch Übergänge teils zu Hymenopterenblumen (*Rubus saxatilis*, *Euphrasia*, *Polygala*, *Vaccinium*, *Calluna* u. a.), teils zu Fliegenblumen (*Veronica Chamaedrys* und *urticaefolia*, *Oxalis Acetosella*, Arten von *Pirola*) oder zu Falter-

blumen (*Saxifraga oppositifolia*). Bei den einzeln stehenden Blumen dieser Abteilung lässt sich die Wirkung der Blumenfarbe auf den Insektenbesuch kaum ermitteln, da auf letzteren auch andere Faktoren, wie mehr oder weniger tiefe Honigbergung, Reichlichkeit der Nektarabsonderung, hervorragender Duft u. dgl. einen sehr verschiedengerichteten Einfluss ausüben, der den blumenstatistischen Vergleich erschwert. Dagegen stimmen die Blumengesellschaften in ihren sonstigen Anlockungs- und Genussmitteln hinreichend überein, um an ihnen die Wirkung der verschiedenen Farbe auf den Insektenbesuch erkennen zu können. Unter ihnen sind z. B. die orangegelben Blütenköpfe von *Arnica, Senecio Doronicum*, sowie die orangeroten von *Crepis aurea, Senecio abrotanifolius* und *Hieracium aurantiacum* wahre Tummelplätze von gelbrot gefärbten Tagfaltern (*Argynnis* und *Melitaea*-Arten), desgl. werden die blauen Köpfe der *Phyteuma*-Arten überaus reichlich von Bläulingen besucht. Umgekehrt meiden kurzrüsslige Insekten die Blumenfarben, die für Tagfalter am meisten Anziehungskraft haben. Auch das Gelb lockt mehr Falter und Bienen heran, als weifse Blumen, an denen Fliegen und kurzrüsslige Insekten das Hauptkontingent der Besucher stellen.

Unter den Fliegenblumen sind teils schmutziggelbe oder schwärzlich purpurne Färbungen (Ekel- und Täuschblumen), teils sprenkelfleckige (*Saxifraga rotundifolia*), schneeweifse (*Möhringia muscosa*), himmelblaue oder rosarote (*Veronica Chamaedrys* und *urticaefolia*) und endlich auch sattgelbe Farben (*Viola biflora, Tozzia alpina*) vertreten. Die letzteren beiden Blumen sind ihrem Bau nach ebensogut für kurzrüsslige Bienen eingerichtet, befinden sich aber in den Alpen unter der fast ausschliefslichen Herrschaft der Dipteren. Da die Fliegenblumen gegen die übrigen Blumenkategorien schwer abgrenzbar sind, so zählt sie Müller bei statistischen Zusammenstellungen zu derjenigen Gruppe, zu der die einzelnen Arten ihrer Honigbergung nach gehören, also z. B. *Tozzia, Pinguicula alpina, Viola biflora, Veronica urticaefolia* u. a. zu den Blumen mit völlig geborgenem Honig, die zahlreichen Arten von *Saxifraga* und andere dagegen zu den Blumen mit offenem Honig.

Von Wespenblumen, die sich durch einen mehr oder weniger bauchig erweiterten Safthalter mit leichtzugänglichem,

sehr reichlichem Honig auszeichnen, kommen ausser *Scrophularia nodosa* und *Veronica spicata* in den Alpen noch die von *Polistes* besuchte Steinmispel (*Cotoneaster vulgaris*) und die von *Vespa*-Arten bevorzugte *Lonicera alpigena* vor. Als einzige Kleinkerfblume ist *Herminium Monorchis* zu nennen, deren kleine gelbliche Blumen von winzigen Käfern, Fliegen und Schlupfwespen ausgebeutet werden.

Die form- und farbenreichste Abteilung bilden unstreitig die Bienen- und Hummelblumen, die eine überaus grofse Mannichfaltigkeit von Einrichtungen für Honiggewinnung und Pollenaufladung zumal bei *Papilionaceen*, *Labiaten*, *Scrophulariaceen*, *Borragineen*, *Polygala*, *Aconitum*, *Aquilegia*, *Viola*, *Gentiana*, *Campanula* u. a. darbieten. Bei diesen Gruppen überwiegen in den Alpen die roten, violetten und blauen Farben bedeutend (mit 66 Arten der dunkeln Farbenreihe gegen 34 Arten mit weifsen, weifsgelben oder gelben Blumen). Dasselbe Verhältnis gilt auch für die Bienen- und Hummelblumen innerhalb der Gesamtflora Deutschlands (nach Müller's Zählung 152 Arten mit hellen Blumenfarben gegen 330 mit Blumen der dunkleren Reihe). Besonders charakteristisch für die Farbendifferenzierung dieser Abteilung ist der Umstand, dass bei ihr vielfach Arten derselben Gattung ungleiche Blütenfarben ausgeprägt haben, so z. B. *Aconitum Lycoctonum* (gelb) und *A. Napellus* (blau), *Salvia glutinosa* (gelb) und *S. pratensis* (blau), *Pedicularis tuberosa* (weifsgelb) und *P. verticillata* (purpurn), *Teucrium montanum* (weifs) und *T. Chamaedrys* (purpurn) u. a.; bei den Gruppen der Blumen mit offenem oder teilweise geborgenem Honig pflegt dagegen dieselbe Blumenfarbe bei einer Mehrzahl von Arten derselben Gattung oder Familie vorzuherrschen, was übrigens auch bei Bienenblumen wie z. B. von *Papilionaceen* vorkommt. Nach den umfangreichen statistischen Ermittelungen Müller's zeigt es sich auf das Deutlichste, dass in dieser Blumenabteilung mit der gröfser werdenden Beschränkung des Honigzutritts auch der Besuch der kurzrüssligen Insekten mehr und mehr abnimmt. So machen an den hummelblütigen *Gentiana*-Arten mit weitgeöffneten, nach oben gekehrten Glocken die Besuche kurzrüssliger Gäste noch 24 % des Gesamtbesuchs aus; diese Zahl sinkt bei den *Campanula*-Arten mit nach unten gekehrten Glocken auf 12,7 %, bei den *Labiaten* auf 5 %, bei den *Scrophulariaceen* auf 2,5 %

und endlich bei den *Papilionaceen*, bei denen Pollen und Honig am sichersten verwahrt ist, auf 1,9 %. Gerade entgegengesetzt wirkt die gesteigerte Bergung des Honigs und Pollens auf Bienen und Falter, deren Besuche an den Bienen- und Hummelblumen bis auf 52 % steigen. Schliesslich kann die Anpassung soweit gesteigert werden, dass die Besuche einer einzigen Hummelart, wie z. B. *Bombus opulentus* an *Aconitum Lycoctonum, Bombus alticola* an *Cerinthe major,* vollkommen zur Sicherung der Kreuzung ausreichen. Die Bienen- und Hummelblumen der Alpen werden übrigens nach zwei Seiten hin von Gefahren bedroht: einerseits durch die Einbruchsthätigkeit gewisser Hummeln (wie *Bombus mastrucatus*), die z. B. an den Blumen von *Gentiana asclepiadea, G. acaulis* u. a. bedeutenden Schaden anrichten, andrerseits durch die Konkurrenz der alpenaufwärts stark zunehmenden Falter. Infolge des letzteren Umstandes werden die Bienenblumen der Alpen in viel stärkerem Verhältnis von den Faltern besucht als die des Tieflandes. Allerdings ist eine grofse Zahl dieser Falterbesuche für die Bestäubung der betreffenden Blumen erfolglos, aber es existiert auch eine Reihe von Blumen (z. B. *Gentiana* subg. *Endotricha, Viola tricolor alpestris, Rhinanthus Alectorolophus* u. a.), die gleichzeitig für die Bestäubung durch Hummeln und Falter eingerichtet sind und also den Übergang zur folgenden Gruppe vermitteln.

Die Falterblumen, die durch die Enge ihrer Honigzugänge nur dem dünnen Rüssel der Schmetterlinge den Nektargenuss ermöglichen, wie *Paradisia, Crocus, Gymnadenia, Nigritella, Viola calcarata, Silene acaulis,* Arten von *Dianthus, Gentiana* (subg. *Cyclostigma*), Arten von *Primula, Erica carnea, Asperula taurina* u. a. schliefsen die ihnen nicht vollkommen angepassten Insekten am sichersten aus. An den am meisten besuchten Blumen dieser Abteilung vollführen die Falter 86,5 % des Gesamtbesuchs, die Bienen und Hummeln dagegen noch nicht 2 %.

Der thatsächliche Insektenbesuch aller dieser Blumenabteilungen wurde von H. Müller an statistischen Tabellen nachgewiesen, die sich auf 5674 Besuchsfälle von 841 Insektenarten an 422 alpinen Blumenspecies begründen. Über die Blumenauswahl der verschiedenen Insektengruppen in den Alpen teilte er (a. a. O., p. 512) folgende hier der besseren Übersichtlichkeit wegen etwas zusammengezogene Tabelle mit.

		Unter 100 Besuchern wurden ausgeführt an:*)					
		I. W, P, A und A B	II. B und B'	III. H	III. F	hell-farbigen Blumen	dunkel-farbigen Blumen
I.	Von kurzrüssligen Dipteren	63,5	35,5	0,6	0,3	85,8	14,2
	Von kurzrüssligen Hymenopteren (excl. Bienen)	62,7	29,6	6,3	1,2	81,2	18,8
	Von kurzrüssligen Käfern, Neuropteren, Ortho- und Hemipteren	44,3	39,2	13,6	2,1	78,3	21,7
II.	Von langrüssligen Dipteren	39,7	54,1	3,5	2,7	67,9	30,3
	Von kurzrüssligen Bienen	27,2	60,0	9,6	3,1	63,8	36,2
III.	Von Faltern	13,3	56,1	15,7	14,7	43,8	56,1
	Von langrüssligen Bienen	9,2	39,8	46,3	4,6	36,6	63,3

Aus dieser Tabelle geht in vollkommen evidenter Weise die Bevorzugung der Blumen niederer Anpassungsstufe (Gruppe I mit W, P, A und AB) durch die am wenigsten für das Blumenleben organisierten Bestäuber (Gruppe I mit blumenuntüchtigen Dipteren, kurzrüssligen Hymenopteren, Käfern u. s. w.) im Gegensatz zu der Vorliebe der Falter und langrüssligen Apiden (Gruppe III) für die ihnen speciell entsprechenden Formen der Falterblumen (F) und Bienenblumen (H) hervor. Die blumentüchtigeren Dipteren (*Syrphiden, Bombyliden, Konopiden* u. a.), die kurzrüssligen Bienen (d. h. die alte Kirby'sche Gattung *Melitta*) und der grössere Teil der Falter (excl. langrüsslige *Sphingiden* u. a.) nehmen der Blumenauswahl nach eine Mittelstellung ein und bevorzugen, wie aus der Tabelle hervorgeht, die Blumen mit völlig geborgenem Honig und die Blumengesellschaften (Gruppe II mit B und B') am meisten. Mit dieser Reihenfolge stimmt auch die der Farbenauswahl (in den letzten beiden Kolumnen der Tabelle) überein, indem die dunkeln Farben (rot, blau und violett) von einer

*) Die unter I zusammengefassten Blumenformen sind nach Müller's Bezeichnung: W (Windblüter), P (Pollenblumen), A (Blumen mit offenem Honig) und AB (Blumen mit teilweise geborgenem Honig), desgl. unter II.: B (Blumen mit völlig geborgenem Honig und B' (Blumengesellschaften); unter III. sind H (Bienen- und Hummelblumen) und F (Falterblumen) getrennt aufgeführt. Den drei nach der Einrichtung verschiedenen Gruppen der Blumen entsprechen drei Abteilungen der Insekten (I., II. u. III.), die sich in der Rüssellänge und der Blumentüchtigkeit unterscheiden.

Insektengruppe um so häufiger aufgesucht werden, je einseitiger letztere nach Körperorganisation und Lebensgewohnheiten dem Blumenleben angepasst erscheint. Auf der untersten Stufe stehen in dieser Beziehung die blumenuntüchtigen Fliegen, auf der höchsten die langrüssligen Apiden.*)

Der von Müller zur Unterstützung seiner Theorie herangezogene statistische Beweis fällt hiernach vollständig zu Gunsten derselben aus. Jedoch darf dies nicht dazu verleiten, die von ihm aufgestellte genetische Entwickelung der Blumenanpassungsstufen und Blumenfarben als thatsächlich bewiesen zu betrachten. Wie er selbst (a. a. O., p. 488 Anm.) zugiebt, kann die Naturauslese und Blumenauswahl der Kreuzungsvermittler selbstverständlich keine Abänderung hervorrufen, sondern nur aus andern Ursachen hervorgegangene Abänderungen zur Alleinherrschaft bringen. Nehmen wir also mit Müller z. B. Windblütigkeit als die phylogenetisch älteste Stufe der Blumenentwickelung an, so lässt er uns darüber völlig im Unklaren, welche Ursache etwa diese Windblüten zu einer der Ausbeutung durch Insekten günstigeren Variation wie z. B. der Ausbildung von Nektarien oder von anlockenden, bunten Blumenfarben hätte veranlassen können, wie denn auch die Theorie darüber schweigt, welche anderen weniger vorteilhaften Abänderungen daneben an den variierenden Windblüten auftreten konnten, die angeblich zu Gunsten der Nektarien und bunten Blumenfarben durch Naturauslese beseitigt worden sind; ehe letztere zu einer gewissen Stufe der Ausprägung gelangt waren, konnten sie doch naturgemäfs keinen Effekt auf die Kreuzungsvermittler und also auch keinen solchen auf die Beeinflussung der Naturauslese haben. Die Theorie giebt also nicht darüber Auskunft, was die Variation

*) Specielle statistische Untersuchungen über die Blumenauswahl der Insekten sind in der Folgezeit besonders von Mac Leod (Statistische beschowingen omtrent de bevruchting der bloemen door de Insekten. Botan. Jaarb. I. 1889) und von mir (Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten. Jahrb. d. K. botan. Gart. zu Berlin, III und IV, 1884 und 1886; Beiträge zur blütenbiologischen Statistik in Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XXXI. 1890) veröffentlicht worden. Für den Zweck des statistischen Vergleichs habe ich eine Dreiteilung sowohl der Blumenformen als der Insekten in die Anpassungsstufen der Allotropie (I der obigen Tabelle), der Hemitropie (II) und der Eutropie (III) vorgeschlagen, eine Abgrenzung, deren Berechtigung aus den oben mitgeteilten, statistischen Ergebnissen Müllers ohne weiteres ersichtlich sein dürfte.

hervorrief und in die richtige Bahn lenkte, sondern nur über das, was die schon vorhandenen Variationen erhalten und befestigt hat. Der Ursprung der Blumeneinrichtungen ist auf diese Weise offenbar nur zum kleineren Teile erklärt.

Der phylogenetische Beweis Müller's für die Richtigkeit seiner Theorie geht von der Vergleichung der Blumenausrüstungen bei Arten derselben Familie aus, wobei besonders solche Verwandtschaftsgruppen in Betracht gezogen werden, bei denen niedere und höhere Anpassungsstufen nebeneinander auftreten wie z. B. *Liliaceen*, *Ranunculaceen*, *Karyophyllaceen*, *Labiaten*, *Scrophulariaceen*, *Gentianeen* u. a. Die Art der Beweisführung ist in allen diesen Fällen die gleiche: es werden die verschiedenen, biologisch näher untersuchten Blumenspecies nach ihrer niederen oder höheren Anpassung zu Reihen angeordnet und dann behauptet, dass die betreffenden Arten eine ähnliche phylogenetische Entwickelungsreihe durchlaufen hätten. Weil beispielsweise *Gentiana lutea* unter sonst gamopetalen Gattungsverwandten eine fast freiblätterige, offene Blume besitzt, müssen die Stammeltern der Gattung überhaupt derartige Blumen besessen haben, und da ferner die Nektarien bei *Gentiana* entweder auf der Basis des Fruchtknotens oder dem untersten Teil der Krone ihren Sitz haben, so ist eine phylogenetische Spaltung der Gattung in zwei Hauptzweige anzunehmen, die ihren Ursprung entweder aus einer nektarienlosen Form oder aus einer die beiden Arten von Nektarien in sich vereinigenden Form genommen haben. In der einen Hauptreihe (mit Nektarien auf der Fruchtknotenbasis) „erwiesen sich Bienen, besonders Hummeln, als wirksamste Kreuzungsvermittler, und es prägten sich diesen angepasste, glockenförmige Blumenformen aus, die durch Ausbildung tiefer Saftlöcher unberufene Gäste vom Honiggenuss ausschlossen und durch das Zusammenlegen der nach aufsen aufspringenden Antheren zu einem den Griffel umschliefsenden Ringe die Kreuzung durch besuchende Hummeln völlig sicherten (Subgen. *Coelanthe*), während in dem anderen Hauptzweige (mit Honigabsonderung aus der Korollenbasis) Fransen der Blumenblätter einen zunächst unvollkommenen Schutz gegen nutzlose Besucher gewährten und gröfsere Engheit der Blumenglocke Berührung sowohl der Narben als der Antheren durch die besuchenden Hummeln sicherte (Subgen. *Crossopetalum*)“ (a. a. O. p. 349). Später wurden dann unter Anpassung an Schmetterlinge hummelblütige Coelantheformen zu falterblütigem

Cyclostigma (mit scheibenförmiger, den Kroneneingang verschliefsender Narbe), dgl. *Crossopetalum* zu *Endotricha* (mit dichtem Fransenverschluss der Korolle) umgezüchtet. Der Stammbaum der Enziane ist demnach folgender:

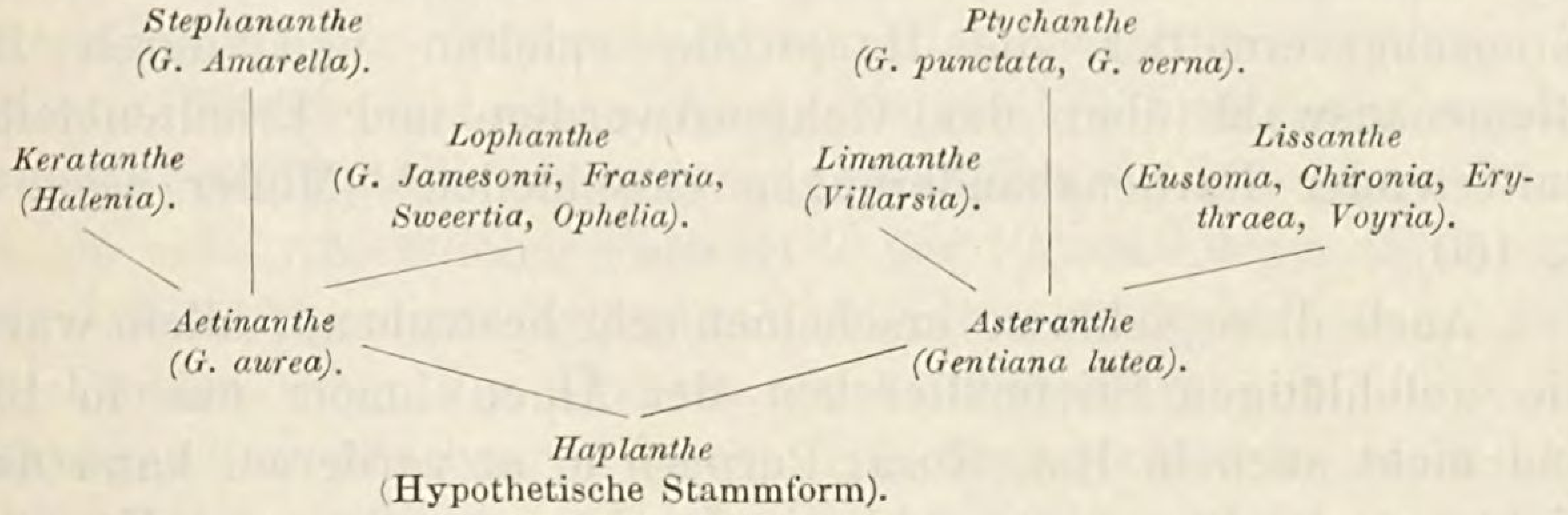
Stammform mit offener, freiblättriger Krone.

- *Gentiana lutea*
- Stammform mit Honigabsonderung aus der Fruchtknotenbasis
 - Subgen. *Coelanthe*. Hummelblütig. (Arten: *G. purpurea*, *pannonica*, *punctata*, *cruciata*, *asclepiadea*, *Pneumonanthe*, *Froelichii*, *frigida*, *nana*)
 - Subgen. *Cyclostigma*. Falterblütig. (Arten: *G. bavarica*, *verna*, *aestiva*, *imbricata*, *pumila*, *utriculosa*, *nivalis*)
- Stammform mit Honigabsonderung aus der Korollenbasis.
 - Subgen. *Crossopetalum*. Hummelblütig. (Art: *G. ciliata*)
 - Subgen. *Endotricha*. Hummel- u. falterblütig. (Arten: *G. campestris*, *germanica*, *amarella*, *obtusifolia*, *tenella*, *nana*.)

Parallel mit dieser Entwickelung der Blumenstruktur ging nach Müller auch die Blumenfarbe, die ursprünglich wie bei *G. lutea* gelb gewesen sein muss und durch die Blumenauswahl der Hummeln allmählich in Blau umgezüchtet wurde. Beweisstücke für diesen Übergang liefern in der Sektion Coelanthe z. B. *Gentiana punctata* mit blassgelblicher, schwärzlichblau punktierter Krone, *G. purpurea* mit aufsen purpurner, innen gelblicher Blume und *G. pannonica* mit purpurner, schwärzlichblau punktierter Korolle. Das von den hummelblütigen Formen erworbene Blau wurde später unverändert auf die falterblütigen Arten vererbt.*)

*) Eine in neuerer Zeit von dem berühmten Zoologen Huxley (The Gentians: Notes and Queries. Linn. Soc. Journ. Bot. Vol. XXIV. P. 2. 1887. p. 101—124) unternommene Studie über die Familie der *Gentianeen* mit Rücksicht auf die biologische Anpassung ihrer Blumen gelangt zu dem Resultat, dass „Nichts mit der aufserordentlich geistreichen Annahme Müller's im Widerspruch steht, sondern im Gegenteil Alles dieselbe bestätigt" (a. a. O. p. 114—15). Huxley entwirft folgenden Stammbaum der Gentianeen:

Alle diese Schlussfolgerungen sind, so bestechend sie auch erscheinen, so lange als nicht bewiesen zu betrachten, als sie nicht durch gründliche systematische und pflanzengeographische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gentianeen ausreichende Bestätigung gefunden haben. Es ist sehr wohl möglich, dass die systematisch-monographisehe Forschung bei dieser Familie zu ganz anderen phylogenetischen Schlüssen gelangt, als sie Müller von den einzelnen biologisch genauer untersuchten Arten aus zu gewinnen vermochte. Beispielsweise könnte *Gentiana lutea* als ein jüngerer reduzierter Abkömmling einer ursprünglich ausgeprägt gamopetalen Stammform betrachtet werden. Für die Entscheidung der ganzen Frage würde auch eine vollständige paläontologische Kenntnis der ausgestorbenen Gentianeen notwendig sein, auf die wir aber wohl für immer verzichten müssen. Die Unsicherheit des Müller'schen Beweisverfahrens leuchtet hiernach von selbst ein. Müller hat daher noch auf einem vierten Wege, nämlich durch Untersuchung der Variationen von Bestäubungseinrichtung und Blumenfarbe bei ein- und derselben Species seine Theorie zu stützen versucht. Wenn eine und dieselbe Art Formen ausprägt, die durch Allo- und Autogamie, durch sonstige Einrichtungen des Blütenbaues, durch die Blumenfarbe u. a. sich unterscheiden, so kann in diesem Falle über den genetischen Zusammenhang solcher Formen kein Zweifel bestehen. Ebenso scheint in diesem Falle die Ursache für die Ausprägung derartiger Varietäten nur in äufseren Faktoren wie Reichlichkeit oder Spärlichkeit von Insektenbesuch, vorwiegende Kreuzung durch Hummeln oder Falter u. dgl. gesucht werden zu müssen. Ein Beispiel dazu liegt z. B. in *Viola tricolor* vor, von



Im Wesentlichen beruht dieser Stammbaum Huxleys auf einer Ausdehnung der von Müller aufgestellten Gesichtspunkte auf die ganze Familie der Gentianeen; die Abgrenzung der von Huxley angenommenen Gruppen Asteranthe, Actinanthe etc. bedarf noch der weiteren Revision.

der Müller eine autogame, kleinblumige und eine allogame, grofsblütige Form schon früher beschrieben hatte. In den Alpen fand er nun von letzterer Form eine weitere Variation (*Viola tricolor alpestris*) ausgeprägt, die durch Grofsblumigkeit und gröfsere Spornlänge eine bemerkenswerte Hinneigung zu der falterblütigen *V. calcarata* erkennen lässt; in der Färbung ihrer Blumen schwankt sie zwischen Weifsgelb, Gelb und Blau. Müller beobachtete die Entwickelung der Blumenfarbe an einzelnen Individuen der genannten Varietät genauer und fand, dass bei einigen vorwiegend weifsgelb und gelbgefärbten Blumen im Verlaufe des Blühens nur die beiden obersten, anfangs weifsgelben Blumenblätter eine schwach bläuliche Färbung annehmen; bei anderen ist die blaue Farbe der oberen Blumenblätter bereits im Anfang der Blütezeit deutlich ausgeprägt und greift dann später auf die mittleren, seitlichen Kronblätter und bei einer dritten Reihe auch auf das untere Blumenblatt über, das mit Ausnahme des orangegelben, schwarzgestrichelten Saftmals zuerst gelblich, dann hellblau, zuletzt dunkelblau gefärbt erscheint. Endlich giebt es auch der Stammform am meisten nahe stehende, rein gelbblütige und andrerseits mit Ausnahme der Saftmalzeichnung ganz violett und sattblau blühende Exemplare. In diesem Falle scheint also das ontogenetische Verhalten für eine Farbenentwickelung in derselben Reihenfolge zu sprechen, wie sie Müller für die Vorfahren der *Viola*-Arten aus Gelb in Blau annimmt. Da nun die blaue Farbe von Hummeln und Faltern entschieden bevorzugt wird, so liegt die Annahme nahe, dass „die violette und blaue Blumenfarbe der Veilchen erst dann in allmählicher Abstufung aus dem ursprünglicheren Gelb hervorgegangen ist, als statt der ursprünglichen kurzrüssligeren Gäste mit höherem Farbensinn ausgerüstete Bienen und Falter als Kreuzungsvermittler die Hauptrolle spielten und durch ihre Blumenauswahl über das Gekreuztwerden und Erhaltenbleiben auftretender Farbenabänderungen entschieden“ (Müller a. a. O., p. 160).

Auch diese Schlüsse erscheinen sehr bestechend, allein warum die gelbblütigen Stiefmütterchen der Alpen immer nur in Blau und nicht auch in Rot, Rosa, Purpurn u. a. variieren, kann doch nicht aus der Blumenauswahl der Insekten, sondern aus Ursachen anderer Art, beispielsweise aus einem näheren chemisch-physiologischen Zusammenhang zwischen den gelben und blauen Violafarbstoffen erklärt werden. Für die von Müller stillschweigend

gemachte Annahme, dass die Variation der Blumen ursprünglich in allen möglichen Farben erfolgt und schliefslich nur das Blau und Violett durch die Auslese der Hummeln fixiert sei, spricht bei *Viola* im Grunde keine einzige Thatsache. Wahrscheinlicher ist die Ansicht, dass die ursprünglichen Stammeltern der *Viola*-Arten bereits mehrere verschiedene Blumenpigmente besessen und dieselben in verschiedener Mischung und Verteilung auf die einzelnen Arten vererbt haben, wobei die Farbenauswahl der Insekten zwar auch ein bedingender Faktor, aber durchaus nicht der allein mafsgebende, gewesen sein mag. Die Frage nach dem Ursprung der Blumenfarben hängt auf das Engste von dem Standpunkte der physiologischen und histologischen Forschung über die Pigmente und Farbstoffträger, sowie von dem Umfange der Beobachtungen über Vorkommen und Abändern der Blumenfarbe innerhalb gröfserer Pflanzenfamilien, sowie unter verschiedenen klimatischen oder ernährungsphysiologischen Bedingungen, von Versuchsergebnissen über Erblichkeit oder Nichterblichkeit der Blütenfärbung, über Mischung der Pigmente bei Bastardierung u. dergl. ab — Momente, die teilweise bereits in Hildebrand's Schrift über „die Farben der Blüten in ihrer jetzigen Variation nnd früheren Entwickelung“ (Leipzig 1879) angedeutet, aber in der uns hier beschäftigenden Zeitepoche nur mit mäfsigem Erfolge aufgeklärt worden sind. Dazu kommt, dass die Frage mit schwierig lösbaren Problemen über die Farbenwahrnehmung der Insektenaugen verknüpft ist. Aus allen diesen Gründen können einseitig biologische Erklärungsversuche über die Entstehung und allmähliche Umprägung der Blumenfarben zwar interessante Anregungen gewähren, aber zu einer ernsthaften Lösung des ganzen Problems nur insofern beitragen, als sie von statistischem und sonstigem blütenbiologischen Beobachtungsmaterial begleitet werden. In letzterer Beziehung müssen die umfangreichen blumenstatistischen Erhebungen Müller's über den Insektenbesuch der Alpenblumen als ein sehr wesentlicher Fortschritt der Blütenbiologie in der uns hier beschäftigenden Zeitepoche bezeichnet werden, wenn auch das Problem über den Ursprung der Blumenfarben und der Anlockungsmittel überhaupt durch jene Untersuchungen nicht endgiltig gelöst erscheint.

Neben den Anlockungsmitteln prägen die Blumen zur Abwehr schädlicher Einwirkungen aller Art zahlreiche Schutzmittel aus, von denen schon Sprengel die Vorkehrungen zum Abhalten

von Regentropfen (Saftdecken) näher ins Auge gefasst hatte. Für Einrichtungen dieser Art gilt das über Anlockungsmittel Gesagte in noch höherem Grade, da wir hier im Grunde keine anderen Anhaltspunkte für unsere Deutungen besitzen, als die biologische Zweckmäfsigkeit. Da aber vorauszusetzen ist, dass auch die Schutzmittel der Blüte aus Variationen verschiedenen Ursprungs im Kampfe der Pflanze um das Dasein allmählich entstanden sind und dann, sofern sie sich für die Erhaltung einer Art nützlich erwiesen, durch Auslese fixiert werden konnten, erscheinen sie der rein teleologischen Erklärung entrückt und auf Kausalwirkung zurückgeführt. Jedoch möchte kaum eine Blumenschutzeinrichtung existieren, die blofs nach einer einzigen Richtung hin der betreffenden Pflanze biologische Vorteile darböte; vielmehr wird wohl in allen Fällen ein und dasselbe Organ thatsächlich den verschiedensten biologischen Aufgaben dienstbar gemacht und auch als Schutzmittel gegen sehr ungleiche Einwirkungen verwendet. So können z. B. die Schlundausstülpungen (Hohlschuppen) der *Borragineen* ebensogut Regentropfen von den darunter liegenden Nektarien und Pollenbehältern abhalten als unnütze Blumengäste vom Honiggenuss ausschliefsen und nebenher auch den Rüssel bestimmter Blumenbesucher in die richtige, für das Aufladen des Pollens zweckmäfsigste Bahn lenken oder durch auffallende Färbung als Anlockungsmittel verwendet werden u. a. m. Welche Hauptfunktion aber die Schlundklappen ursprünglich gehabt haben, und durch welche die Auslese beeinflussende Faktoren sie fixiert worden sind, dürfte schwer zu ermitteln sein. Die Vieldeutigkeit der Schutzorgane erschwert in diesem und vielen ähnlichen Fällen eine klare Vorstellung über die biologische Rolle, die sie gegenwärtig im Leben der Pflanzen spielen, und zu der sie im Laufe ihrer Entstehung vielleicht auf allerlei Umwegen gelangt sind. Dieser Umstand erklärt es, dass in der Zeitepoche Darwin's das Kapitel der Blumenschutzmittel ziemlich vernachlässigt wurde. Mit gröfseren Originalarbeiten trat auf diesem Gebiete nur A. v. Kerner hervor, dessen Schriften: Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachteile vorzeitiger Dislokation und gegen die Nachteile vorzeitiger Befeuchtung (Innsbruck 1873) und: Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste (Wien 1876) eine Fülle neuer Anregungen und geistreicher Deutungen darboten. Die erstgenannte Abhandlung schildert zunächst unter Anlehnung an Gedanken Sprengel's, Delpino's und anderer Forscher,

deren Namen jedoch nirgend erwähnt werden, die zahlreichen Einrichtungen, durch welche der zusammenhängende, klebrige Pollen bei Insektenblütern gegen die Befeuchtung durch einfallenden Regen oder sich niederschlagenden Tau geschützt wird. Hierdurch stehen diese Pflanzen in scharfem Gegensatz zu den Windblütern, deren stäubender, aus isolierten Zellen bestehender Blütenstaub immer dem Winde leicht zugängliche Behälter besitzt, so dass er durch die Luftströmungen den Narben zugetragen werden kann. Der Pollenschutz der Insektenblüter wird entweder von Teilen des Gynäceums oder Andröceums (Griffelblätter von *Iris*, Narbenscheibe von *Aspidistra*, löffelförmige Konnektive von *Vinca*, kapuzenförmige Rückenanhänge der Staubblätter von *Asclepias* u. a.) oder des Perianths (dachförmige Oberlippe von *Labiaten*, *Scrophulariaceen* u. a., an der Spitze verwachsene Kronenzipfel von *Phyteuma*, enge, pollenbergende Röhren bei stieltellerförmigen Kronen, Haarbüschel und Schuppen im Eingang der Blumenkronen, überhängende glocken- oder krugförmige Blüten), ferner von anderweitigen Blattbildungen (Blütenscheiden von *Arisarum vulgare* und *proboscideum*, nachenähnliches Hüllblatt von *Ariopsis peltata* u. a.) ausgeübt, sowie durch periodische Öffnungs- und Schliefseinrichtungen der Perianthblätter und endlich durch Krümmungsbewegungen der Blütenstiele begünstigt. Nicht selten kombinieren sich auch mehrere dieser Schutzmittel miteinander. Als allgemeine Regel ergiebt sich der Satz, dass „der Pollen um so besser gegen die Nachteile vorzeitiger Befeuchtung geschützt ist, je geringer die Menge der von einem Individuum erzeugten Blüten und Pollenkörner ist, je mehr diese Pollenkörner kohärieren, je ausschliefslicher die Belegung der Narben mit kohärentem Pollen durch Insekten vermittelt wird, je ungünstiger sich die klimatischen Verhältnisse während der Anthese gestalten, und je beschränkter der Zeitraum ist, in welchem die Pflanze mit der Entfaltung ihrer sämtlichen Blüten zu Ende kommen muss“ (a. a. O., p. 41). Die engen Beziehungen zwischen der Witterung und dem Vorgange der Bestäubung führen ferner auf eine nähere Vergleichung der Pollenschutzmittel in klimatisch ungleichen Florengebieten. So müssen z. B. in der niederschlagsreichen, alpinen Region die Gewächse während ihrer Anthese täglich auf einen Regen oder unter Umständen selbst auf Schnee gefasst sein und werden überdies während der Nacht oder von vorüberziehenden Wolken mit sehr reichlichem Tau benetzt. Dementsprechend

besitzt keine alpine Pflanzenart mit kohärentem Pollen nach Kerner aus dem Perianth hervorragende Antheren; dagegen haben alle die zahlreichen alpinen Species z. B. von *Gentiana, Primula, Androsace, Soldanella, Pedicularis, Campanula, Phyteuma, Euphrasia, Veronica, Viola, Ranunculus, Pulsatilla, Oxytropis, Phaca, Nigritella* u. a. irgend eine oder mehrere der vorhin genannten Pollenschutzeinrichtungen erworben. In scharfem Gegensatz dazu steht die Blumenwelt sehr regenarmer Florengebiete wie besonders Australiens mit zahlreichen *Mimoseen, Myrtaceen, Proteaceen* u. a., bei denen weder ein periodisches Schliefsen und Öffnen der Krone noch ein Nickendwerden der Blüten vorkommt. Die starren Filamente der *Acacia-, Callistemon-, Calothamnus-* und *Metrosideros*-Arten und ebenso die griffelförmigen Träger des Gynäceums von *Proteaceen* ragen ungeschützt weit aus dem Perianth hervor und würden in dieser Form unfehlbar in einem regenreichen Gebiete nicht bestehen können; auch dient bei ihnen nicht die Blütenhülle, sondern die gelbe oder rote Farbe der dichtgedrängten Staubgefäfse und der eigentümliche Duft der Nektarien als Lockmittel.*) Einige Pflanzen der europäischen Flora wie *Erikaceen* (*Calluna, Erica Tetralix* und *cinerea* u. a.) und *Borragineen* (*Cerinthe, Onosma*) besitzen stäubenden Pollen wie die Windblüter und trotzdem Schutzeinrichtungen für denselben, da er in diesem Fall portionenweise mittels besonderer Schüttelvorrichtungen (Anhängsel der Konnektive oder der Antheren) aus seinen Behältern durch die blumenbesuchenden Insekten zum Ausstäuben gebracht wird. Eine andere Ausnahme scheinen *Salix* und die nordamerikanische *Pachysandra* zu bilden, deren Blüten klebrigen

*) Als Kuriosum mag hier die von Kerner als Känguruhblüte gedeutete Blüteneinrichtung der Proteacee *Dryandra* erwähnt werden, deren Blüten auf der Umrandung eines becherförmigen Hohlraums von 3—4 cm Durchmesser stehen. Auf letzterem lagern nach Kerner Tropfen eines Nektars, der aus den im Kreise herumstehenden Blüten hervorquillt und den Geruch von sauerwerdender Sahne hat. Die starren, etwas einwärts gebogenen Träger des Gynäceums, an deren Spitze der Pollen angeklebt ist, ragen wie Stecknadeln am Rande der becherförmigen Inflorescenz hervor. „Auf Insekten scheint nun diese Stellung nicht berechnet zu sein, wohl aber würde ein Känguruh, welches in seiner Höhe der mittleren Höhe der Dryandra-Sträucher gleichkommt, bei dem Ausschlecken des Nektars und bei der Einführung der Schnauze in den becherförmigen Blütenstand den Pollen von den an dem Becher herumstehenden Pollenträgern sicherlich abstreifen und zu einer anderen Inflorescenz übertragen können.“ (a. a. O., p. 45, 46 Anm.).

Pollen an weit hervorstehenden Trägern ungeschützt den Insekten darbieten. Aber bei diesen Pflanzen wird durch langsames Aufblühen der Inflorescenzen, durch ungleichzeitiges Aufbrechen der Pollenbehälter und durch Entfaltung einer sehr grofsen Zahl von Blüten einem zu starken Verlust von Pollen durch Regen vorgebeugt. Kerner fasst auch die Möglichkeit ins Auge, dass bei manchen Gewächsen der Pollen durch Wasser benetzt und trotzdem noch zur Bestäubung tauglich bleiben könne; eine hierauf berechnete Blüteneinrichtung liegt vielleicht bei *Richardia aethiopica* vor, bei der etwa der aus den oberen Teilen der Inflorescenz entbundene, kohärente Pollen durch einfliefsenden und sich im unteren verengten Teil der Spatha ansammelnden Regen auf die tiefer stehenden Narben herabgeschwemmt werden könnte. Als eine mit dem Pollenschutz zusammenhängende Einrichtung ist auch die Zweigestaltigkeit der Blumenkrone bei heterostylen Pflanzen zu betrachten, deren kurzgrifflige Form wegen der im Schlunde stehenden Antheren einen weiteren Schutzmantel ausbildet, als die langgrifflige. Aus ähnlichen Gründen besitzen die männlichen Blüten monöcischer und diöcischer Pflanzen ein gröfseres Perianth als die weiblichen — ein Unterschied, der auch bei Pflanzen mit stäubendem Pollen (Windblüten) vorkommt, weil auch bei diesen die Pollenblätter vor der Reife des Schutzes bedürfen. Endlich führt Kerner die Blüteneinrichtung der mit einem einzigen fertilen Pollenbehälter versehenen *Zingiberaceen* und *Marantaceen* auf Pollenschutz zurück. Bei diesen Pflanzen ist dieser Pollenbehälter in der dem Insektenbesuch geöffneten Blüte nach oben gerichtet und wird von einer blumenblattartigen Verbreiterung überdacht, die den auf dem Griffelrücken abgelagerten Pollen gegen Regen schützt und gleichzeitig das Abstreifen des Pollens durch Insekten oder Kolibris beim Saugen des Nektars gestattet. Würden nun auch — so folgert Kerner — die anderen Staubblätter fertile Pollenbehälter besitzen, so könnten letztere entweder ebenfalls durch dachförmige Blattbildungen geschützt werden, aber dadurch in eine Lage geraten, in denen die blumenbesuchenden Tiere den Pollen nicht abzustreifen vermögen, oder sie könnten sich ohne Schutzdach ausbilden, wobei sie dann durch den Regen verdorben würden. Aus diesem Grunde ist also nur das obere Pollenblatt fertil, während die übrigen als blumenblattartige Lockmittel Verwendung finden.*)

In der zweiten oben citierten Schrift beabsichtigte Kerner

*) Vergl. hierzu die Erläuterungen, die Delpino (p. 279) und Hildebrand (p. 280) von der Marantaceenblüte gegeben haben.

„neue unverdächtige Bausteine über die Frage nach den Vorteilen, welche in bestimmten Eigenschaften eines Organismus liegen" aus dem Gebiete der Blütenbiologie beizubringen, da ihm schien, dass es hierbei „nicht an einseitigen Auffassungen und falschen Deutungen fehlte." „Man wollte eben, wie das so häufig die Folge gelungener erster Versuche ist, nachgerade alles mögliche aus der Relation zwischen Blütenform und Form der Blütengäste erklären, und dabei war es fast unvermeidlich, dass man auch vielfach über das Ziel hinausschoss und in einseitiger Weise gewisse andere Vorteile, welche die Blütengestalt noch bietet, ganz oder teilweise übersah." „In meiner Schrift über die Schutzmittel des Pollens", schreibt Kerner, „habe ich mehrere dieser Irrtümer angedeutet und darauf hingewiesen, dass manche Formverhältnisse der Blüten, die man einseitig nur auf Insektenbesuch berechnet glaubte, diesem Zwecke entweder gar nicht oder doch nicht ausschlieſslich dienen. Es liegt auf der Hand, dass sich jene Gestalten am sichersten erhalten konnten, und dass sich jene Einrichtungen am häufigsten ausgebildet finden, welche mehrere Vorteile zugleich bieten, weil ja auf solche Weise mit dem Aufwande möglichst geringer Mittel der gröſstmögliche Erfolg erreicht wird. Und in der That zeigt sich die Form eines Pflanzengliedes sehr selten ausschlieſslich zur Erreichung nur eines Erfolges geeignet; gewöhnlich werden zwei Fliegen auf einen Schlag getroffen, ja manchmal auch deren drei und noch mehrere" (a.a.O. p.5).

Gegen welche Blütenbiologen diese Ausführungen gerichtet sind, kann kaum zweifelhaft sein, und der aufmerksame Leser wird ihre Namen, obgleich Kerner sie nicht nennt, unschwer unserer früheren Darstellung von der Darwin'schen Zeitepoche entnehmen. Jedenfalls stellte sich Kerner wenigstens in gewissem Sinne als ein Gegner der in jener Periode herrschenden Strömung entgegen. Er geht zur Erklärung der Blüteneinrichtungen von dem Satze aus, dass für jede Pflanze das Blühen und Fruchten von Vorteil ist, und dass der Vorteil des Blühens in der Möglichkeit des Entstehens neuer, in ihrer äuſseren Erscheinung von den Eltern abweichenden Individuen liegt.*) Von diesem

*) Dieser Satz erhält seine volle Beleuchtung erst dann, wenn man sich vergegenwärtigt, dass nur durch Kreuzung von Individuen einer bestimmten, nicht zu nahe verwandten und nicht zu entfernten Abstammung besonders lebensfähige Geschlechtsprodukte entstehen, und dass daher nur auf diesem Wege neue, von den Eltern wesentlich abweichende Nachkommen erzeugt werden können.

Standpunkt aus, der sich offenbar nicht mit der Auffassung Darwin's deckt, ohne ihr völlig entgegengesetzt zu sein, werden nun in der genannten Schrift als dem aufgestellten Princip der Zweckmäfsigkeit entsprechend speciell die Einrichtungen gemustert, welche die Blüten gegen Beschädigungen aller Art schützen. Letztere bestehen teils in elementaren Eingriffen wie Frost, Dürre, Wind, Regen u. a., teils gehen sie von Tieren aus. Aufser durch den Frafs von Weidetieren haben die Blüten besonders unter allerlei unberufenen Besuchern zu leiden, die zarte Blütenteile verzehren oder Pollen und Honig naschen, ohne wegen zu geringer Körpergröfse normale Bestäubung bewirken zu können, oder die andere, normale Bestäuber vom Blumenbesuch fernhalten. Hauptsächlich gehören flügellose, zu den Blumen herankriechende Tiere wie Schnecken, Raupen, *Aphiden*, zahlreiche kleine Blumenkäfer (wie *Meligethes*, *Anthobium*), *Forficula*-Arten, deren Gegenwart in den Blüten andere Insekten verscheucht, ferner die nach dem Blumenhonig sehr lüsternen Ameisen, Blasenfüsse (*Thrips*), die vielfach nur den Pollen verschleppen, und endlich auch geflügelte Insekten zu diesen unwillkommenen Gästen, die geflügelten besonders in dem Falle, wenn sie, ohne ihre Flügel zu gebrauchen, von unten her über Stengel und Blätter in die Blüten einkriechen.

Die Schutzmittel gegen diese Schar von Feinden lassen sich trotz ihrer Mannigfaltigkeit unter gewisse, immer wiederkehrende Typen bringen. Zunächst erzeugen zahlreiche Blüten den Tieren widerliche Geruchs- oder Geschmacksstoffe; so werden nach Kerner in den Alpen z. B. die Blüten von *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia*, *Convallaria majalis*, *Viola odorata*, *Colchicum*, *Parnassia*, *Euphrasia*, *Cytisus alpinus*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Gaya simplex*, *Hedysarum obscurum*, *Trifolium alpinum*, *Ranunculus glacialis*, *Senecio cordatus* und *Doronicum*, desgleichen die chlorophyllosen Schmarotzer und Humuspflanzen wie *Orobanche*, *Monotropa*, *Lathraea*, *Cuscuta* u. a. von Weidetieren wie Rindern, Schafen, Ziegen oder Gemsen nicht gefressen. Gegen aufkriechende, kleine Plünderer werden in manchen Fällen die Blüten dadurch geschützt, dass unterhalb stehende Laubblätter durch Verwachsung und dergl. (z. B. bei *Dipsacus laciniatus*, *Gentiana lutea*, *pannonica* und *punctata*) Becken herstellen, in denen sich Regenwasser ansammelt. Noch wirksamer sind die Blüten von Wasserpflanzen wie *Hottonia*, *Utricularia*, *Nymphaea*, *Polygonum amphibium* u. a. durch ihren Standort gegen das Ankriechen von Insekten

gesichert. Die landbewohnenden Formen letztgenannter Art entwickeln überdies auf den Infloresccenzstielen klebrige Drüsenhaare als Schutzmittel. Klebestoffe sind unter letzteren überhaupt sehr verbreitet, wie die zahlreichen Pflanzen mit klebrigen Achsenteilen (z. B. bei *Robinia viscosa*, *Drosophyllum lusitanicum*, *Epimedium alpinum*, *Aquilegia*, *Aconitum paniculatum* und *Vulparia*, *Dictamnus*, *Ledum*, *Listera ovata*, *Geranium silvaticum*, zahlreiche *Saxifraga*-Arten, *Labiaten*, *Scrophulariaceen* und *Karyophyllaceen* u. a.) beweisen. Ameisen, die Kerner auf die klebrigen Blütenstiele von *Silene muscipula* L. und *S. inaperta* L. brachte, waren in kürzester Zeit ganz mit Klebstoff beschmiert und zeigten nach 10—20 Minuten keine Bewegung mehr. An einer einzigen Infloresccenz von *Viscaria vulgaris* wurden 64 Kerbtierexemplare, an der von *Silene nutans* im Gschnitzthale über 60 verschiedene Arten im angeklebten Zustande gesammelt. Auch klebrige, dem Boden aufliegende Laubblätter leisten ähnliche Dienste, so z. B. bei alpinen *Primula*-Arten und bei *Pinguicula*, deren hutpilzartige Trichome ein klebriges, farbloses und sehr zähes Sekret aussondern. Sehr verbreitet tritt die Klebrigkeit an höher stehenden Laubblättern, an Hüll- und Vorblättern, sowie an Blütenkelchen (z. B. bei *Sedum dasyphyllum*, *Stellaria cerastoides*, Arten von *Spergula*, *Cerastium*, *Erodium*, *Geranium*, *Hypericum*, *Saxifraga controversa*, *Linnaea borealis*, *Circaea alpina* u. a.) auf; bei *Cuphea micropetala* finden sich reusenartig gestellte, knopfförmige Trichome am Kelchrande, welche die ungebetenen Gäste von dem Zugang zu dem Blumenhonig abhalten. Selbst Teile der Geschlechtsorgane, wie z. B. ein Klebering an der Aufsenseite des verdickten Griffelendes von *Monotropa*, können eine solche Schutzfunktion übernehmen. Milchsaft führende Pflanzen wie *Lactuca augustana* Chaix. und *sativa* L. sind dadurch vor Ameisen geschützt, dass ihr Milchsaft bei Verletzung der Epidermis durch die Krallenglieder der Tiere reichlich hervorquillt und dieselben ins Verderben bringt. Auf glatten Wachsüberzügen von Pflanzenteilen wie bei *Salix daphnoides* gleiten die Ameisen aus und fallen zur Erde.

Gegen weichhäutige Tiere wie Schnecken u. a. bilden Stacheln, spitze Zähne und stechende Borsten eine wirksame Schutzwehr, die sich in der Nähe der Blüten z. B. bei vielen *Kompositen* und manchen *Umbelliferen* ganz besonders entwickelt zeigt. Im Innern der Blüte treten bisweilen z. B. bei *Leonurus heterophyllus*, *Pedicularis recutita* und anderen Arten feine Stachelbekleidungen auf,

die den Zweck haben, den Insektenrüssel von den damit besetzten Stellen abzulenken und in die richtige Einfahrtslinie zu bringen. In ähnlicher Weise wirken kleine Stachelchen auf den zu einem Hohlkegel zusammengestellten Schlundklappen von *Symphytum*-Arten als Wegweiser für den Insektenrüssel, der in diesem Fall nur an der Spitze des Kegels, wo keine Stacheln sind, nicht aber seitlich zwischen zwei Klappen, eingeführt werden darf. Sehr zahreiche Schutzapparate gegen Honigraub werden im Innern der Blüte von haarförmigen Trichomen hergestellt, die z. B. bei zahlreichen *Labiaten, Scrophulariaceen, Verbenaceen* und *Borragineen* als Gitter oder Reusen in die Kronröhre eingeschaltet sind. Die Deutung dieser Bildungen als Schutzmittel gegen Regen und Tau ist nach Kerner unrichtig, da man sie niemals nach derartigen Niederschlägen benetzt findet, und sie überdies auch meist so gestellt sind, dass sie von jenen nicht getroffen werden können. Aus Haaren oder Fransen gebildete Schutzreusen und Gitter finden sich u. a. bei *Lilium chalcedonicum, Ophelia, Sweertia, Haplophyllum patavinum, Physalis atriplicifolia* in sehr verschiedener Form und Stellung; in andern Fällen (z. B. bei *Menyanthes trifoliata, Cobaea scandens, Tulipa silvestris, Marrubium peregrinum, Daphne Blagayana, Vinca herbacea* u. a.) bilden Büschel von weichen, unregelmäfsig verwirrten Haaren auf verschiedenen Blütenteilen einen wirksamen Schutz der Nektarien. Die gleiche Funktion haben die klebstoffabsondernden Trichomgitter auf den Staminodien von *Parnassia*, die Fransenbildungen der drei unteren Kronblätter von *Tropaeolum* u. a. Die auf der Innenseite der Blumenkrone von *Campanula barbata* angebrachten Haare dienen den einfahrenden Insekten als Brücke, während spinnewebige, auf Blättern, Stengeln und Blütenköpfchen (z. B. bei *Sempervivum arachnoideum, Cirsium eriophorum*) ausgebreiteteFäden für flügellose, kleine Tiere verderblich sind, die sich darin ähnlich wie in den Fäden eines Spinnennetzes verstricken.

Den höchsten Grad der Ausbildung erreichen die Honigschutzmittel durch die Plastik der Blüte selbst, indem entweder ein völlig abgeschlossener Hohlraum hergestellt wird, der von den Blumenbesuchern gewaltsam geöffnet werden muss, oder mehr oder weniger verengte, für die Saugwerkzeuge der normalen Besucher jedoch zugängliche Nektarhöhlen auftreten. Für ersteren Fall bieten z. B. die Blüten von *Fumaria, Corydalis, Diclytra*, die sogenannten maskierten Kronen von *Linaria* u. a., die Honiggefässe von *Nigella* u. a. Beispiele. Auch das Andröceum bildet sich als Schutzdecke des

Nektars aus, indem z. B. die Antheren sich zu einem Hohlkegel aneinanderlegen wie bei *Ramondia*, vielen *Solaneen, Borragineen* und *Erikaceen* oder die Filamente am Grunde sich verbreitern (*Phyteuma, Campanula*-Arten) oder die Staubgefässe sich in mehreren dichtgestellten Reihen übereinanderschichten (*Mesembryanthemeen, Kacteen*, auch bei *Rosaceen* und *Ranunculaceen* wie *Atragene*). Der Verschluss des nektarführenden Raumes kann ferner durch das Ovarium bewirkt werden, das sich wie ein Pfropf in die Röhre oder den Trichter des Perianths einfügt wie z. B. bei *Phygelius capensis, Tricyrtis pilosa* u. a., bei denen nur sehr kräftige Besucher imstande sind, die steifen Kronteile von dem Ovar weg zu drängen und die Nektarhöhle zu öffnen. Eine ähnliche Einrichtung besitzt *Hypecoum procumbens*, in dessen Blüten das zwischen zwei Emergenzen der inneren Kronblätter eingeklemmte Ovarium einen vollständigen Verschluss der Nektargrube herstellt. Bei der Sektion *Cyclostigma* der Gattung *Gentiana* bildet die Narbe den Verschluss der Nektarhöhle. Verengungen im Innern der Blüte kommen durch Krümmung, Wulstung, Verbreiterung und Aushöhlung einzelner Teile zu stande. So bilden sich durch Verengerung im untern Teil des Perianths (z. B. bei *Narcissus junciflorus, Oenothera grandiflora, Euphrasia longiflora, Fedia graciliflora, Crucianella gilanica, Primula longiflora, Pedicularis tubiflora, Asperula longiflora* u. a.) enge Kanäle, die nur sehr dünnen Insektenrüsseln (von 0,2—0,3 mm Dicke) Raum gewähren. Hieran schliefsen sich leistenförmige Honigrinnen (z. B. bei *Lilium Martagon*), Honigsporne, mannigfache Höcker- und Wulstbildungen im Blüteneingang (z. B. die Hohlzapfen von *Galeopsis grandiflora*, die Schlundhöcker von *Scutellaria albida*) u. a. Als merkwürdige Einrichtungen des Honigschutzes erwähnt Kerner auch die Unterlippe von *Calceolaria*, die Revolverblüten von *Convolvulus* und *Aphyllanthes monspeliensis*, die Schlagbaumstaminodien von *Pentstemon gentianoides* u. a. Der sicherste Honigverschluss wird dadurch erreicht, dass die dicht zusammengedrängten Filamente nebst dem Ovar den vom Perianth gebildeten Raum bis auf einen engen Zugang ausfüllen, wie es z. B. in den Blüten der meisten *Papilionaceen* vorkommt.

Die aufgeblasenen Kelche mancher Blüten wie z. B. von *Melandryum* dienen dazu, die räuberischen Honigeinbrüche der Hummeln zu verhindern; ähnlich wirkt eine sehr feste Gewebetextur des Kelches z. B. bei *Dianthus prolifer*. Gegen aufkriechende, kleine Kerbtiere bilden unterhalb der Blüte angebrachte, stengelumfassende oder verwachsene Laubblätter (bei

Bupleurum rotundifolium, Smyrnium perfoliatum, Kaprifoliaceen u. a.) ein vortreffliches Honigschutzmittel, da die flügellosen Insekten den glatten Rand solcher Blätter nicht zu überklettern vermögen. Auch hängende Blüten wie die von *Galanthus nivalis* sind für aufkriechende Tiere wie Ameisen sehr schwer zugänglich.

In gewissen Fällen kommt der Blütenschutz dadurch zustande, dass die Lockmittel der Farbe und des Geruchs periodisch aufser Dienst gestellt werden. Es geschieht dies nach Kerner's eingehenden Beobachtungen besonders bei einer Reihe periodisch sich öffnender und schliefsender Nachtblumen aus der Gattung *Silene* (*S. paradoxa* L., *longiflora* Ehrh., *ciliata* Pourr, *Vallesia* L., *Saxifraga* L., *Kitaibelii* Vis. und *nutans* L.). Bei ihnen dauert die Anthese jeder Blüte drei Tage und drei Nächte. „Am ersten Tage gegen Abend, nachdem sich das Perianthium geöffnet, kommen die Antheren der fünf vor den Sepalen stehenden Pollenblätter an der von den Nägeln der Petalen umrandeten Apertur zum Vorschein, sind aber noch geschlossen. Die sie tragenden Filamente verlängern sich aber binnen einer bis zwei Stunden sehr rasch und nach Sonnenuntergang, bei beginnender Dämmerung, erscheinen die Antheren an geraden, straffen Filamenten mehr oder weniger über die Apertur vorgeschoben, die Pollenblätter sind geöffnet und die ganze Anthere ist ringsum mit Pollen bedeckt. — Im Laufe des folgenden Vormittags krümmen sich die Filamente nach aufsen, und die Antheren fallen ab oder bleiben als verschrumpfte, leere Säcke an den Enden der zurückgekrümmten Filamente hängen. Im Laufe des Nachmittags verlängern sich hierauf die Filamente der fünf vor den Petalen stehenden Pollenblätter, so dass die noch geschlossenen Antheren an ihren straffen, geraden Filamenten in der Abenddämmerung vor der Apertur zu sehen sind. Am dritten Tage krümmen sich auch diese fünf Pollenblätter nach aufsen zurück, indem zugleich gewöhnlich die Antheren abfallen, und mit hereinbrechendem Abend schieben sich jetzt die langen, S-förmig gewordenen, feinsammtigen Narben vor, die bisher in der Tiefe der Blüte zusammengelegt und noch nicht belegungsfähig geborgen waren" (a. a. O., p. 59—60). Mit dieser protandrischen Entwickelung der Geschlechtsorgane geht das periodische Öffnen und Schliefsen der Krone Hand in Hand; bei beginnender Dämmerung breiten sich nämlich die vorher eingerollten Blumenblätter flach aus und schlagen sich gegen den Kelch zurück, so dass sie mit ihrer weifsen Farbe sehr auffallen, während sie in der eingerollten Tagesstellung runzlig-faltig und wie verwelkt erscheinen, da dabei ihre grünliche, schmutzig-gelb-

liche oder bräunliche Rückseite nach oben gekehrt wird. Auch verliert sich tagsüber der Blütenduft, der erst am Abend intensiver wird und besonders kräftig (hyacinthenähnlich) bei *Silene nutans* hervortritt. Infolge dieser Einrichtung werden die Blüten Abends und in der Nacht von zahlreichen Noctuiden besucht, am Tage dagegen von den Insekten gar nicht beachtet.

Als ein Mittel unberufene Gäste vom Blütenhonig abzulenken, betrachtet Kerner schliefslich auch die extrafloralen Nektarien, deren biologisches Verhältnis zu Ameisen er z. B. bei *Impatiens tricornis* näher untersuchte; an Hunderten von Stöcken dieser Pflanze, deren Stipulardrüsen von einer *Myrmica*-Art sehr reichlich belagert wurden, fand sich in den sonst ungeschützten Blüten nicht ein einziges Exemplar derselben.

In der stufenweisen Ausbildung solcher Blütenschutzeinrichtungen erblickt nun Kerner ein wichtiges Mittel für die Ausprägung neuer Arten. So hat sich nach seiner Ansicht die in der Waldregion der östlichen Alpen, des Böhmerwaldes, der Sudeten u. a. einheimische *Soldanella montana* Mik. aus einer Variation der hochalpinen *S. alpina* L. mit höherem Stengel, drüsigen Blütenstielen, längeren und kräftigeren Honigschutzdecken und relativ späterer Blütezeit ausgebildet, während die Stammart, ihrem dicht an schmelzenden Schneefeldern gelegenen, insektenarmen Standort entsprechend, nur eines geringfügigen Honigschutzes bedarf.

Die Anschauungen Kerner's über die Entstehung der Arten hängen überhaupt mit den Ergebnissen seiner blütenbiologischen, pflanzengeographischen und systematisch - floristischen Untersuchungen auf das Engste zusammen — Arbeiten, deren Würdigung zum Teil aufserhalb der dem vorliegenden Buche gesteckten Aufgabe liegt. Zur historischen Charakteristik seines Standpunktes beschränken wir uns daher auf eine kurze Wiedergabe derjenigen Ansichten, die er in seiner Schrift über die Schutzmittel des Pollens (p. 58 bis 68) über einige Grundprobleme der Blütenbiologie entwickelt. Auch ihm erscheint wie Darwin und Herm. Müller die Entstehung der Pflanzen mit kohärentem Pollen (d. h. der Insektenblüter) in späteren paläontologischen Perioden wahrscheinlich. „Erst mit oder nach der Ausbildung der nektarsaugenden Insekten ging aus einem Teile dieser Pflanzen mit stäubendem Pollen eine Reihe von Gewächsen mit nektarabsondernden Blüten hervor, deren Andröceum kohärenten Pollen entwickelte“ (a. a. O., p. 59). In regenarmen Gebieten genügte zur Anlockung der

Insekten der Honiggeruch und die auffallende Färbung der Staubgefäfse, wie sie gegenwärtig der Flora Australiens eigentümlich sind, während in regenreichen Ländern mit dem Kohärentwerden des Pollens auch eine Vergröfserung des Perianths Hand in Hand ging. Letztere denkt sich Kerner nicht durch langsame, stufenweise Variation, sondern als unvermittelte, teratologische Umbildung, wie etwa bei Füllung einer Blüte, vollzogen, wozu ihn die Überlegung bestimmt, dass bei der Umprägung von Windblüten zu Insektenblüten „jene Generation dieser Übergangsperiode, deren kohärenter Pollen nicht mehr durch den Wind den Narben zugeführt werden konnte, aber auch noch nicht den nötigen Schutz gegen die Nachteile eines Regens fand, die letzte ihres Stammes gewesen wäre" (a. a. O., p. 60). Ebenso lehnte er die Annahme eines direkten Einflusses der äufseren Verhältnisse auf das Entstehen insektenanlockender Blüten als aller Erfahrung und den Ergebnissen des Experiments widersprechend ab. Vielmehr lässt sich „der thatsächliche Einklang zwischen der Gestalt einer Pflanze und den besonderen Lebensbedingungen, unter welchen sie gedeiht, nur daraus erklären, dass eben jene Ausbildungen erhalten bleiben, welche den jeweiligen Lebensbedingungen konkordant sind, während alles, was unvorteilhaft ist, verloren geht" (a. a. O., p. 61). Wie sich gegenwärtig noch unvorteilhafte Abänderungen, z. B. zahlreiche Pelorien bei sonst symmetrischen Blüten bilden, so mag dies auch in früheren Perioden der Fall gewesen sein. Dass sich aus windblütigen Gewächsen in der Kreideperiode mit der Zunahme nektarsaugender Insekten Pflanzen mit kohärentem Pollen ausgebildet und erhalten haben, findet eine teilweise Erklärung darin, dass „es für Gewächse, welche vermöge des Baues ihrer Stengel und ihrer Laubblätter ein zerstreutes Vorkommen bevorzugen müssen, und welchen ein geselliges Wachstum in dichten, geschlossenen Beständen nachteilig wäre, jedenfalls auch nicht vorteilhaft ist, wenn sie stäubenden Pollen entwickeln". „Bei zerstreutem Vorkommen ist begreiflicherweise die Bestäubung mit Pollen oft sehr in Frage gestellt; denn ein durch mehrere Tage anhaltender, widriger Wind genügt, um bei dichogamen und diöcischen Pflanzen die Belegung der Narben mit stäubendem Pollen, und so die Ausbildung keimfähiger Samen ganz zu verhindern. Individuelle Variationen solcher Pflanzen, deren Pollen einmal kohärent blieb, in deren Blüten sich Nektar darbot, und deren

Stengel- und Laubgestalt für ein zerstreutes Vorkommen adaptiert war, konnten sich erhalten und zum Ausgangspunkte neuer Arten werden, vorausgesetzt, dass auch Insekten vorhanden waren, welche mit Saugapparaten ausgerüstet den Nektar der Pflanzen nicht verschmähten“ (a. a. O., p. 62).

Kerner analysiert dann die Bedingungen näher, unter welchen die Ausbildung neuer Arten erfolgen kann und nimmt an, dass unter gleichen klimatischen Verhältnissen und auf demselben Gelände die gleichzeitige Entstehung mehrerer Variationen einerseits durch Anpassung der Blüten an ungleiche Insekten (so z. B. bei mehreren südeuropäischen Arten von *Cerinthe,* die in den vegetativen Organen übereinstimmen, aber sich im Bau der Krone wesentlich unterscheiden), andrerseits durch ungleichzeitiges Aufblühen*) der verschiedenen Individuen (z. B. bei nahverwandten Arten von *Mentha,* sowie *Hieracium*) besonders begünstigt wird. In beiden Fällen wird die gegenseitige Konkurrenz der genetisch zusammengehörigen, ungleich organisierten Formen erschwert oder unmöglich gemacht, so dass jede ihren Platz behaupten kann. Ein anderer für die Artbildung bedeutungsvoller Umstand ist die Ausscheidung von Tochterarten am Rande des Verbreitungsbezirks einer Stammart — ein Moment, das Kerner zunächst bei der Gattung *Cytisus* näher untersucht hat (vgl. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden, Innsbruck 1869). Indem an den Arealgrenzen einer Art individuelle Variationen entstehen, denen die klimatischen oder Bodenverhältnisse der Grenz- und Nachbargebiete besser zusagen als der Stammform, haben sie auch bessere Chancen für ihre Erhaltung und werden dadurch zu Ausgangs-

*) Die Bedeutung des ungleichzeitigen Aufblühens verschiedener Individuen derselben Art — die Asyngamie — für die Entstehung neuer Arten hat Kerner in einem Vortrage (Bericht d. naturh. medicin. Ver. zu Innsbruck. V. Jahrg. 1874. p. 3—12) näher ausgeführt. Treten an einem asyngamischen Individuum aufser der Verschiedenheit der Blütezeit noch anderweitige Organisationsunterschiede auf, die für dasselbe vorteilhaft sind, was am ehesten an den Arealgrenzen einer Art sich verwirklichen wird, so kann dasselbe zum Ausgangspunkte einer neuen Art werden. „Ähnliche Arten, von welchen die eine das Hochgebirge, die andere das Thal, die eine den Norden, die andere den Süden bewohnt, die sich also in zwei Gebieten gewissermafsen vertreten und deren Areale gewöhnlich aneinandergrenzen (z. B. *Soldanella montana* und *S. alpina*, *Calamintha Nepeta* und *C. nepetoides, Draba aizoides* und *D. lasiocarpa* u. a.) sind auf diese Weise entstanden (a. a. O., p. 10.)

punkten neuer Arten. Andrerseits kann aber auch auf dem Mittelfelde der geographischen Verbreitung durch plötzliche oder langsame klimatische Änderungen entweder ein plötzliches Aussterben oder ein allmähliches Umprägen der Arten sich vollziehen. Für beide Vorkommnisse sind pflanzengeographische, systematische und paläontologische Anhaltspunkte vorhanden.

Diese Andeutungen mögen zur Kennzeichnung des von Kerner dem Darwinismus gegenüber eingenommenen Standpunkts genügen. Eine Kritik desselben erscheint hier umsoweniger am Platze, als dieser Forscher erst in der Zeit nach 1882 in weiteren blütenbiologischen und sonstigen Schriften*) seine Ansichten näher ausgeführt und hier und da wohl auch modifiziert hat. Auch lag das Hauptverdienst seiner blütenbiologischen Arbeiten aus der uns hier beschäftigenden Periode weniger in der theoretischen Interpretation der Blumeneinrichtungen, als in der Ausfüllung von Lücken, welche die bisherige Forschung zumal auf dem Gebiete der Blütenschutzmittel übriggelassen hatte. Es kam hier darauf an, durch tiefer eindringende Beobachtungen teils die schädigenden Eingriffe der Blumengäste auf die Blüten, teils die thatsächliche Wirkungsweise der Schutzmittel auf bestimmte Besucher genau festzustellen und erst von dieser empirischen Basis aus die Deutung der Schutzeinrichtungen zu versuchen.

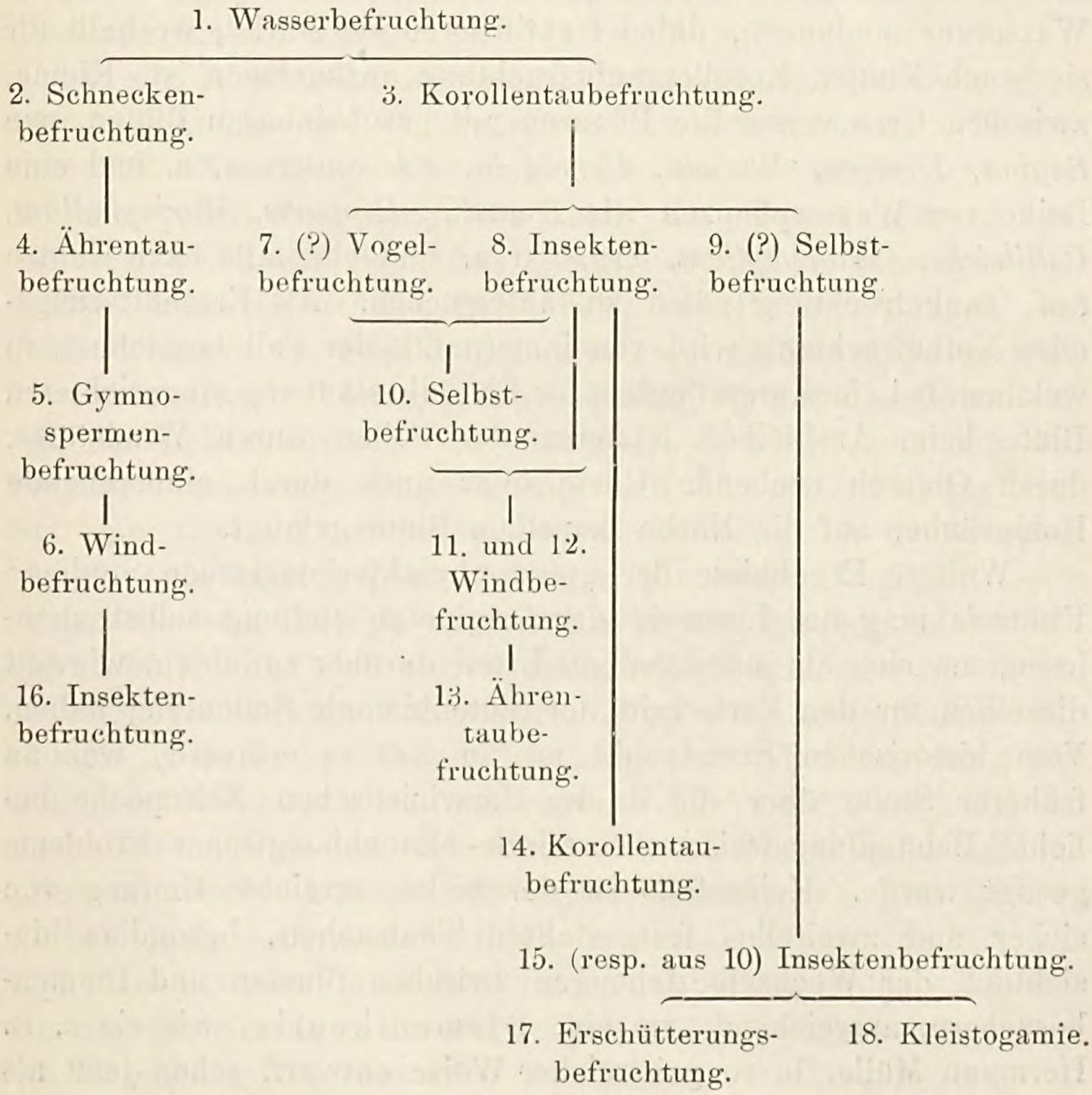
Ohne strenges Festhalten an den Erfahrungsthatsachen läuft die Lehre von den Anlockungs- und Schutzmitteln, wie überhaupt die allgemeine Blütenbiologie, Gefahr, der Tummelplatz willkürlicher und phantasievoller Theorien zu werden. Ein Beispiel dafür liefert eine Studie von O. Kuntze über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst (Leipzig 1877), aus der hier nur einige auf die mutmafsliche Entstehung der verschiedenen Bestäubungsarten bezügliche Sätze (p. 56—57) citiert sein mögen. „Aus Pflanzen mit Wasserbefruchtung, den Hydrophilen von Delpino, mit gutgeschütztem, wasserdichtem, kompaktem Pollen (Antheridien), die doch zweifellos, als die Erde gleichmäfsiger mit Wasser bedeckt war, zuerst sich entwickeln mussten, und die in

*) Vorzugsweise geschah dies in dem „Pflanzenleben" (Leipzig und Wien 1887—1891), dessen zweiter Band einen vollständigen Abriss der Blütenbiologie in volkstümlicher Darstellung enthält. Es dürfte zur Einführung in dieses Gebiet kein zweites, in ähnlichem Grade anregendes Werk geben. Freilich nimmt es auf die blütenbiologischen Arbeiten von Hermann Müller und anderer neuerer Forscher wenig oder gar keine Rücksicht.

salzfreien Meeren früher zahllos gewesen sein müssen, aber sich nicht petrefaktisch erhalten konnten, weil die Schutzmittel damals noch nicht entwickelt waren — aus solchen Pflanzen sind Wassergewächse mit einfachstem Blütenbau entstanden, die sich über dem Wasser befruchteten, und solches mag oft durch Schnecken geschehen sein. Malakophilae nennt Delpino letztere Pflanzen, deren früher häufiges Vorkommen zugleich die petrefaktische Anhäufung der Konchylien erklärt. Solche Gewächse lebten noch in konstant feuchter, wärmerer Atmosphäre, in der sich keine Windblüten mit losem Pollen entwickeln konnten. — Vielen über Wasser fungierenden Befruchtungsorganen war es von Vorteil, weil sie nicht plötzlich von Wasserbefruchtung abweichen konnten, Hüllblätter, Wasserbehälter zu erhalten; daraus entwickelten sich Korollen.“ „Neben diesen Mittelpflanzenformen, die zu den Riesenstauden und Krautbäumen führen (welche letztere übrigens auch hapaxanth sind und meist nur einen oberständigen, wenngleich abwärts gebogenen Blütenstand besitzen), die also Taubefruchtung gehabt haben mögen, und aus denen sich die Korollifloren entwickelten, finden wir also Schneckenbefruchtung, und erst diese konnte leichter zu Windbefruchtung übergehen. Die Riesenstauden und Krautbäume zeigen teils wie die Palmen blütenhüllarme Infloresccnzen, wo Schnecken- und Windbefruchtung ebenso möglich ist, wie die Befruchtung durch den rinnenden Tautropfen (Ährentaubefruchtung); teils zeigen sie *(Bignonia, Liliaceen)* Korollenblüten, in denen der Tautropfen sich ansammeln konnte, so dass ursprünglich auch Korollentaubefruchtung stattgefunden haben mag. Man nimmt meist an, indem man von Wasserbefruchtung und Schneckenbefruchtung abstrahiert und von Taubefruchtung noch nichts wusste, dass Windbefruchtung ein älteres Stadium sei, und dass aus Windblüten durch Vervollkommnung die höhere Stufe der Insektenblüten entstand. Dies ist der seltener nachweisbare Fall; viel häufiger ist es umgekehrt; wenigstens führen Versuche, die Verkümmerungen im Blütenbau von Insektenblüten zu erklären, zu der Ansicht, dass Windblüten gar oft als Verkümmerungen von Insektenblüten zu erklären sind. In der Hauptsache aber dürfte Windbefruchtung sich aus Taubefruchtung entwickelt haben.“

„Der Taubefruchtung entspross, als die Atmosphäre infolge der Erdabkühlung nicht mehr gleichmäfsig feucht war, wahrscheinlich gleichzeitig einerseits die Vogelbefruchtung; es ist be-

zeichnend, dass gerade die uns erhaltenen vorweltlichen Gestalten der hapaxanthen Pflanzen wie *Bignonia indica*, die *Liliaceen*-Bäume, *Musa* grofse Blüten mit vermutlicher Vogelbefruchtung haben, nach Delpino's Bezeichnung ornithophile Pflanzen, von denen wir nur wenig wissen. Andrerseits entwickelte sich gleichzeitig sowohl die Insektenbefruchtung — entomophile Pflanzen Delpino's —, als auch vielleicht die Selbstbefruchtung. Aus entomophilen und ornithophilen Pflanzen entstanden dann, was die bisherigen Beobachtungen im allgemeinen für erstere bestätigen, autogame Pflanzen, d. h. bei ausbleibender Insektenbefruchtung entwickelte sich erst Selbstbefruchtung." Über letztere werden einige Bemerkungen von Darwin, Delpino, Hildebrand, Axell und H. Müller mitgeteilt; als Zusammenfassung seiner Ansichten entwirft Kuntze schliefslich folgendes Entwickelungsschema der Befruchtungsarten:



Die Formen 1 bis 9 und 15 sind aufsteigende, 10 bis 14 sowie 17 und 18 absteigende Entwickelungen, 16 eine wechselnde Modifikation, die sich durch fast fehlendes Perianthium und gefärbte Staubblätter (wie bei *Myrtaceen* u. a.) auszeichnet. Als thatsächliche Bestätigung der Annahme von Taubefruchtung wird (p. 79) nur angeführt, dass viele ährenförmige Gräser „bereits vor Sonnenaufgang im vollsten Tau ihre Narben und Antheren aus den Spelzen hervorragen lassen“, und dass „die Grasähren von oben anfangen, ihre Blüten zu entfalten; derart kann der entwickelte Pollen einer höher situierten Blüte sicher auf die Narbe der darunter befindlichen Blüte gelangen, wobei die gefransten, kurzbehaarten Spelzen dieser Blüten den rinnenden, mit Pollen beladenen Wassertropfen im Laufe aufhalten, und der Pollen abgefangen wird, Wasser aber abläuft.“ Auch die ursprünglich für die Befruchtung durch Vögel eingerichteten Blüten der *Heliconien* und vieler *Zingiberaceen* sind häufig „Stätten von Wasseransammlungen, dabei fruktifizieren sie stark“, weshalb für sie nach Kuntze Korollentaubefruchtung anzunehmen ist. Kleine, zwischen Gras versteckte Pflanzen mit unscheinbaren Blüten, wie *Sagina, Drosera, Radiola, Herniaria, Scleranthus* u. a. und eine Reihe von Wasserpflanzen wie *Isnardia, Hippuris, Myriophyllum, Callitriche, Ceratophyllum, Trapa* u. a. sind ebenfalls nach Kuntze auf Taubefruchtung näher zu untersuchen. Als Erschütterungs- oder Notbefruchtung wird von ihm (p. 60) der Fall bezeichnet, in welchem bei einer ursprünglich für Fremdbestäubung eingerichteten Blüte beim Ausbleiben letzterer der Pollen durch Windstöfse, durch Obdach suchende Gäste oder auch durch einbrechende Honigräuber auf die Narbe derselben Blüte gelangt.

Weitere Ergebnisse der „phytophylakteriologischen Studien“ Kuntze's mag der Leser in der Originalabhandlung selbst nachlesen, um sich ein selbständiges Urteil darüber zu bilden, wieweit dieselben für den Fortschritt der Blütenbiologie Bedeutung haben. Vom historischen Standpunkt ist an das zu erinnern, was an früherer Stelle über die in der darwinistischen Zeitepoche beliebte Behandlungsweise theoretisch-blütenbiologischer Probleme gesagt wurde. Keinesfalls ist der bisher erreichte Umfang von sicher und zweifellos festgestellten Thatsachen, besonders hinsichtlich der Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Blumenbesuchern, ausreichend, um eine Blumentheorie, wie sie z. B. Hermann Müller in so geistreicher Weise entwarf, schon jetzt als

wissenschaftlich bewiesen betrachten zu dürfen. Eine solche könnte überhaupt nicht einseitig vom Standpunkt der Blütenbiologie aus, sondern nur unter vielseitiger Zusammenfassung physiologischer, morphologischer, systematisch-pflanzengeographischer und paläontologischer Forschungsergebnisse aufgestellt werden. Es berechtigt uns nichts, die in dieser Richtung von Delpino, Hermann Müller, Kerner, später auch besonders von Nägeli (Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884) Henslow (The Origin of Floral Structures. London, 1888) u. a. gemachten Ansätze gering zu achten, allein ebenso wäre eine Überschätzung der Theorien, wie sie uns in der darwinistischen Periode nicht selten entgegentritt, ein Verstofs gegen die Grundregeln aller induktiven Naturforschung. Die beständige, an den vorhandenen Theorien von widersprechenden Thatsachen aus geübte Kritik erscheint uns als die wesentlichste Aufgabe der blütenbiologischen Forschung nach Darwin's und Hermann Müller's Tode.

In das Kapitel der allgemeinen Blütenbiologie gehören aufser den Anlockungs- und Schutzmitteln, sowie theoretischen Fragen über die Entstehung derselben und der Blumeneinrichtungen überhaupt, hergebrachtermafsen auch die Bewegungsvorgänge, wie das Öffnen und Schliefsen der Blüten, die Krümmungen und Stellungsänderungen der Blütenstiele, die Reizbewegungen und Ortsänderungen der Geschlechtsorgane, der Einfluss äufserer Faktoren wie Licht, Wärme, Schwerkraft u. a. auf die Gestaltung und die Lebensvorgänge der Blüten u. a. — Beziehungen und Vorgänge, bei deren Untersuchung sich die Blütenbiologie vielfach mit der physiologischen, bisweilen auch mit der morphologisch - entwickelungsgeschichtlichen Forschung begegnet. Da hierbei das rein Biologische von dem Physiologischen schwer abzugrenzen ist, und sich der experimentelle Weg bisher als durchaus erfolgreich bewährt hat, erscheint es am vorteilhaftesten, auch die biologische Seite der Fragen vorläufig dem physiologischen Gebiete zu überlassen. Da auf letzteres hier nicht einzugehen ist, lassen wir auch die auf die ebengenannten Themata bezüglichen Arbeiten neueren Datums hier aufser Betracht, wie dies mit der blütenbiologisch-anatomischen und hybridologischen Litteratur aus ähnlichen Gründen geschehen ist. Eine Monographie über Bewegungserscheinungen der Blüten und damit Zusammenhängendes hat Hansgirg in einem 1893 erschienenen Werke geliefert.

2. Specielle Bestäubungseinrichtungen.

Sehr zahlreiche Beobachter fast in allen Teilen der Welt sammelten in dem Zeitraum von 1876—82 Beiträge zur Kenntnis von speciellen Blütenbestäubungseinrichtungen, so dass es unmöglich ist, alle Einzelarbeiten auf diesem Gebiete hier zu erwähnen.*) Es muss genügen, nur diejenigen Untersuchungen hervorzuheben, die nach irgend einer Seite hin das vorhandene, blütenbiologische Thatsachenmaterial wesentlich erweiterten oder ergänzten. Am meisten lückenhaft war bisher die Kenntuis der aufsereuropäischen Blumenwelt geblieben. Zwar hatten die Neubegründer der Blütenbiologie wie Darwin, Hildebrand, Delpino, Fritz und Hermann Müller, nicht selten auch ausländische Blumenformen in den Kreis ihrer Beobachtung gezogen; allein sie mussten sich dabei vielfach auf Mutmafsungen und Deutungen beschränken, da bei komplizierten Bestäubungsmechanismen die richtige Einsicht in die Wirkungsweise derselben nur durch Beobachtung der Lebensverhältnisse und körperlichen Ausrüstungen der Blumenbestäuber — also in der Heimat der betreffenden Blumenform — gewonnen werden kann. Fritz Müller war unter den genannten Forschern der einzige, der durch die Gunst seines Wohnorts die tropische Flora und Fauna so zu sagen vor der Thür hatte und daher auch gerade diese Seite der Blütenbiologie in hervorragender Weise gefördert hat. Für den in Europa ansässigen Forscher haben naturgemäfs die Blumenformen besonderes Interesse, die wie z. B. die Ornithophilen in diesem Weltteil nicht vertreten sind. Ältere darüber vorhandene Beobachtungen sind bereits an früherer Stelle nach den Schriften Delpinos (s. p. 160) und Fritz Müller's (s. p. 272) mitgeteilt worden. Weitere Beiträge lieferten z. B. in Nordamerika Asa Gray, der den dort einheimischen Kolibri (*Trochilus colubris*) vorzugsweise an den Blüten von *Tecoma radicans* und von Geisblatt (honey-suckle) saugen sah (Vgl. Botan. Jahresb. 1877, p. 743), W. J. Beal (Americ. Naturalist. XIV) über Kolibribesuche an *Fuchsia, Bignonia, Impatiens* und Trelease (Americ. Naturalist 1879), der gleiche

*) Eine sehr dankenswerte und für den Specialforscher unentbehrliche Zusammenstellung der blütenbiologischen Litteratur bis 1882 hat D'Arcy W. Thompson in der englischen Neuausgabe von H. Müller's Werk („The Fertilisation of Flowers." London 1883) gegeben. Der genannten Quelle wurden viele Litteraturangaben auch für das vorliegende Buch entnommen.

Angaben für *Gossypium herbaceum, Oenothera sinuata, Passiflora incarnata, Aesculus parviflora,* Arten von *Pelargonium, Fuchsia, Delphinium, Malvaviscus, Zinnia, Lobelia cardinalis, Erythrina herbacea* u. a. machte und gelegentliche Ausbeutung durch Kolibris für jede augenfällige, honigreiche Blumenform überhaupt annahm. Später beschrieb der letztgenannte Forscher (Americ. Natur. XV.) auch die brasilianische *Salvia splendens* Sello*) als vogelblütig, deren scharlachrote Blüten eine fast 2 Zoll lange, sehr honigreiche Röhre besitzen und durch ihre kleine als Standfläche kaum brauchbare Unterlippe als eine für schwebende Besucher eingerichtete Blumenform erscheinen, dgl. *Salvia gesneriaefolia* und *Heerii* des tropischen Amerika, sowie die südafrikanische *Erica Willmorei* mit nelkenroten, oberwärts blassen, etwa 2 cm langen Blumenröhren (Proc. of Boston Soc. of Nat. Hist. XXI. 1882). Everett (Nature XVI.) beobachtete auf Mindanao zahlreiche Vögel aus der Familie der *Nectariniiden*, der *Loriculi* u. a., die vor den Blumen zu schweben pflegen und ihre Schnäbel behufs Insektenfangs in den Kroneneingang stecken, wobei sie sich das Gefieder am Schnabelgrunde dicht mit Pollen behaften. Evans (Nature 1878) sah in Natal *Tecoma capensis* häufig von Honigvögeln besucht. Auch Moseley (Notes by a Naturalist on the Challenger. London 1879) und Potts (On the Birds of New Zealand. Trans. N. Zeal. Instit. III.) haben Mitteilungen über blumenbesuchende Vögel geliefert. Von Madagaskar beschrieb Baillon (Bull. Soc. Linn. Paris 1881) eine *Impatiens*-Art (*I. Humblotiana*) als ornitophil, an deren purpurglänzenden, langgespornten Blüten ein kleiner Honigvogel zu saugen pflegt. Mehrere Beobachtungen über Vogelblumen auf Neu-Seeland sind endlich G. W. Thomson (Trans. and Proc. of N. Zeal. Instit. XIII.) zu verdanken; er sah u. a. die Bestäubung der Leguminosen *Clianthus puniceus* und *Sophora tetraptera*, die beide duftlose, aber sehr auffallende und honigreiche Blüten besitzen, durch Honigvögel sich vollziehen. Bei erstgenannter Art drückt der Vogel beim Einführen des Schnabels das Schiffchen kräftig nach hinten, wobei der von genanntem Teil eingeschlossene Griffel mittels seiner Haarbürste Pollen hervorschiebt, so dass damit der Kopf des Vogels bestäubt wird. *Metrosideros lucida* mit langen Büscheln

*) Diese Art ist von der in Hildebrand's Abhandlung über die Salvia-Arten (s. p. 136) unter dem gleichen Namen aufgeführten Species verschieden.

karminroter Staubgefäfse, *Fuchsia excorticata* mit glänzend blauem, fädigem Pollen, *Loranthus Colensoi* mit hängenden, scharlachroten Blumen von fast 2 Zoll Länge, die Epacridee *Dracophyllum longifolium* und die Liliacee *Phormium tenax* mit grofsen, gelbrötlichen Blumen werden auf Neu-Seeland gelegentlich oder regelmäfsig von Honigvögeln besucht.*) Auch F. v. Müller in Australien hat die Bestäubung von *Grevillea robusta* durch Vögel und Bienen beschrieben (Brief Note on Grevillea. Melbourne Chemist and Druggist 1883).

Unter den durch merkwürdige Anpassungen an Aasinsekten ausgezeichneten Araceen entdeckte Beccari 1878 auf Sumatra eine riesenhafte Ekelblume (*Conophallus* oder *Amorphophallus Titanum*), aus dessen hellgrüner, oben weifser Spatha von etwa 1,2 m Durchmesser sich ein gelblicher Kolben von 1—1½ m Länge erhebt; ihr durchdringender Fleischgeruch lockt ganze Schwärme von Fliegen an, die jedoch hier nicht wie bei anderen Araceen gefangen gehalten werden (Bollet. Soc. d'orticultura dello Toscano 1878. N. 10). Als Übergang zwischen der offenen Ekelblume von *Calla palustris* und der Kesselfallenblume von *Arum maculatum* beschrieb Trelease (Americ. Natural. 1879) den nordamerikanischen *Symplocarpus foetidus*, an dessen Blütenständen aufser Fliegen, Bienen und Wanzen auch Schnecken beobachtet wurden. Bei *Dracunculus vulgaris* findet nach Arcangeli (Nuov. Giorn. Bot. Ital. XI.) die Bestäubung fast ausschliefslich durch Aaskäfer (*Saprinus, Dermestes* u. a.) statt, die am zweiten Tage des Blühens aus der sie einschliefsenden Spatha entlassen werden; bei *Dr. crinitus* sollen dagegen die gefangenen Dipteren dauernd festgehalten werden.

*) Die ausführlichsten Mitteilungen über ornithophile Blüten hat in der Folgezeit Scott-Elliot (Ornithophilous Flowers in South-Africa. Annals of Botan. IV. p. 265—80; sowie: „Note on the Fertilisation of *Musa*, *Strelitzia reginae* and *Ravenala madagascariensis*". Ebenda p. 259—263) gemacht. Derselbe fand Honigvögel aus der Familie der *Meliphagiden* (*Zosterops*) und *Cinnyriden* (*Nectarinia*, *Cinnyris*) als ausschliefsliche oder gelegentliche Besucher der Blumen z. B. von *Melianthus major* L., *M. comosus* Vahl., *M. Dregeanus* Vahl, *Schotia speciosa* Jacq., *Erythrina caffra* DC., *E. indica* L., *Sutherlandia frutescens* R. Br., *Erica Plukenetii* L., *E. purpurea* Andr., *E. fascicularis*, *Tecoma capensis* Lindl., *Lycium tubulosum* Nees., *Lobostemon montanum* Buek, *Leonotis ovata* Spreng., *Salvia aurea* L., *Sarcocolla squamosa* Benth., *Protea incompta* R. Br., *P. mellifera* Thunb., *P. Scolymus* Th., *P. longiflora* Lam., *P. lepidocarpon* R. Br., *P. grandiflora* Thunb., *Leucospermum conocarpum* R. Br. und anderen Arten, *Antholyza aethiopica* L. und *praealta* Red., *Babiana ringens* Ker. u. a.

Beobachtungen über die Blüteneinrichtungen von *Arum* und *Dracunculus*-Arten wurden auch von Schnetzler (Bull. Soc. Murith. d. Valais. 1879, p. 11—15; Compt. rend. Paris. T. 89), Breitenbach (Bot. Zeit. 1879. N. 43), H. Müller (Ebenda, p. 51), Beauger (Journ. Soc. d'hortic. d. France 3. Sér. T. IV.), Christy und Corder (Journ. of Bot. New Ser. XXI.) u. a. gemacht. Umfassendere Aufschlüsse über die Bestäubungseinrichtungen der *Araceen* gab Engler (Bot. Jahrb. Bd. 4), der die Annahme einer wirklichen Anpassung an Schneckenbefruchtung bei den Blüten dieser Familie zurückweist, ohne naturgemäfs gelegentliche Kreuzbefruchtung durch Schnecken beim Überkriechen der Blütenstände in Abrede stellen zu wollen. Selbstbefruchtung kommt nach ihm nur selten (z. B. bei *Rhodospatha* und *Stenospermation*) vor; bei *Dracontium polyphyllum* L., dessen protogyne Zwitterblüten am Kolben in der Reihenfolge von oben nach unten aufblühen, ist Bestäubung innerhalb derselben Infloresceenz ohne Insektenhilfe möglich. Unter den Araceen, deren Spadix oben rein männliche, unten rein weibliche Blüten mit protogyner Entwickelung trägt, unterscheidet Engler je nach dem freien Hervortreten des Kolbens aus der Spatha, der mehr oder weniger starken Einschnürung der letzteren, dem Vorkommen einer stark verengten Passage zwischen männlicher und weiblicher Infloresceenz, sowie der völligen Trennung dieser letzteren beiden u. a. eine gröfsere Anzahl von biologischen Typen. Einen interessanten Fall bilden auch die beinahe unterirdischen, in der Scheide eingeschlossenen Blütenstände von *Stylochiton hypogaeus* und *St. lancifolius*, die nur mit einem kleinen Spitzchen aus der Erde hervorragen und an demselben eine Öffnung zum Eintritt von Insekten haben (vgl. Engler, Das Pflanzenleben unter der Erde. Berlin 1879). An *Philodendron bipinnatifidum* Schott, das Ludwig (Kosmos XI.) als malakophil bezeichnet hatte, konstatierte Warming (Tropische Fragmente V. in Engler's Bot. Jahrb. Bd. 4) im Vaterlande der Pflanze, dass im Innern der Spatha der Erguss eines aromatischen Saftes erfolgt, der zahlreiche Insekten (Bienen, Kakerlaken) anlockt.

Neue Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtungen von *Orchideen* veröffentlichten Th. F. Cheeseman (*Acianthus Sinclairii, Cyrtostylis oblonga* in Trans. Proc. New Zealand Institut. Vol. VII., 1874; *Thelymitra longifolia* ebenda Vol. XIII., 1880), Moore (*Eulophia scripta, Polystachya zeylanica, Phajus villosus*

und *tetragonus, Calanthe inaperta, Angraecum, Aëranthus, Listrostachys Pescatoriana, Cynorchis* in Journ. of Bot. 1876), Fitzgerald (*Pterostylis longifolia, Corysanthes fimbriata* und *pruinosa, Acianthus, Thelymitra carnea* und *longifolia, Aëranthus sesquipedalis, Dendrobium* in Journ. of Botan. 1876; *Prasophyllum fimbriatum* in Nature Vol. XXII), Pfitzer (*Mesospinidium sanguineum, Lycaste aromatica* und *Skinneri* in Verh. d. Nat. Med. Ver. Heidelberg, II. Bd. 1879), G. Syme (*Stelis ophioglossoides* und *micrantha* in Gard. Chron. 1880, Vol. XIV), G. M. Thomson (*Sarcochilus adversus, Chiloglottis cornuta* in Trans. Proc. New Zealand Instit. Vol. XIII, 1880) u. a.

Wichtige Aufschlüsse über die Blüteneinrichtung der *Asclepiadeen*, besonders in anatomischer Beziehung, brachten die Arbeiten von Th. H. Corry (On the Mode of Development of the Pollinium in Asclepias Cornuti, Trans. Linn. Soc., 2. Ser. Bot., Vol. II, P. 4, 1883 und: Structure and Development of the Gynostegium and the Mode of Fertilization in Asclepias Cornuti, ebenda Vol. II, P. 8, 1884). Die Klemmkörper entstehen nach den Untersuchungen dieses Autors als später erhärtende Aussonderungen von secernierenden Epidermiszellen an der Oberfläche des Griffelkopfs — und zwar werden die beiden Schenkel der Klammer zunächst getrennt angelegt und durch nachträgliche Sekretion der dazwischen liegenden Epidermiszellen zu einem Körper vereinigt. Ebenso bilden sich die Verbindungsstränge zwischen Klemmkörper und Pollinium durch Sekretion aus bestimmten Gewebepartieen des epidermalen Gewebes und kommen erst nachträglich mit den Pollinien in Zusammenhang. Dies Ergebnis der Entwickelungsgeschichte ist auch in biologischer Hinsicht von Bedeutung, da es auf die ursprüngliche Entstehung der Klemmkörper, als einer erhärteten, strukturlosen Sekretmasse des drüsigen Griffelkopfes, Licht wirft. Auch über den Bestäubungs- und Befruchtungsvorgang, sowie die Selbststerilität von *Asclepias* stellte Corry Beobachtungen an. Der Fang von Nachtschmetterlingen durch die Klemmkörper von *Physianthus albens* wurde von Packard (Americ. Natural. 1880) und von Parona (vergl. Bot. Jahresber. 1881, I. p. 529) erwähnt. Die Klemmeinrichtung von *Apocynum androsaemifolium* beschrieben Greene (Bull. Torr. Bot. Club. Vol. IV) und Ludwig (Kosmos VIII, p. 182—185), der das Einfangen kleinerer Musciden und Syrphiden, die normale Bestäubung durch Apis und gröſsere Syrphiden, sowie die Selbststerilität der Blüte

feststellte und später seine Beobachtungen auch auf andere *Apocyneen*, wie das ebenfalls fliegenfangende *Apocynum hyperici-folium*, das falterblütige *Nerium odorum* u. a. ausdehnte (Zur Biologie der Apocyneen, Bot. Centralbl. Bd. VIII.). Als insektenfangend wurden ferner die Blüten der Liliacee *Tritoma* durch Wallace (Nature Vol. XVII) und die eines engröhrigen, gelbblühenden *Hedychium* durch Fritz Müller (Kosmos III) angegeben. Ein anderes *Hedychium* mit leuchtend roten Blüten wird nach letztgenanntem Forscher durch die Flügel von Faltern (*Callidryas*) bestäubt (Nature 1876). An dieser Stelle mag auch des Bestäubungsvorganges von *Yucca filamentosa* und der merkwürdigen Beziehungen dieser Pflanze zu der sog. Yuccamotte (*Pronuba Yuccasella*) gedacht werden, die von Riley schon 1873 beschrieben wurden und seitdem mehrfach den Gegenstand von Kontroversen*) gebildet haben. Das Weibchen genannter Tineine zeichnet sich durch stark verlängerte, gewöhnlich eingerollte, aber zum Einsammeln von Pollen befähigte Kiefertaster aus, mit deren Hilfe es zunächst an den Staubgefäfsen Pollenballen bis zum dreifachen

*) Die betreffenden Vorgänge können bei der nächtlichen Lebensweise der Motte nur beim Schein einer Laterne und genauer nur mit einer Lupe verfolgt werden. Auch existiert eine nahverwandte Tineinengattung (*Prodoxus*), deren Arten als Larven ebenfalls im Fruchtknoten von Yucca-Arten leben, aber bei der Bestäubung derselben unbeteilgt sind; die Verwechselung mit dieser sog. Bogus-Yuccamotte (*Prodoxus decipiens*) hat mancherlei Irrtümer veranlasst. Trelease (Bull. Torr. Bot. Club 1886 p. 135—141) stellte fest, dass die Nektarsekretion von Yucca aus inneren Septaldrüsen des Fruchtknotens erfolgt, und der Honig an drei Stellen am Grunde des Ovars austritt. Riley hat alle die seit seiner ersten Arbeit über *Yucca* gemachten Erfahrungen neuerdings in dem Aufsatze: The Yucca Moth and Yucca Pollination (Missouri Bot. Garden, Third Ann. Rep. St. Louis 1892 p. 99 bis 158) zusammengefasst. Hiernach wird im ganzen östlichen Nordamerika *Yucca filamentosa* ausschliefslich durch *Pronuba Yuccasella*, *Yucca Wipplei* in Kalifornien durch *Pronuba maculata*, *Yucca brevifolia* in der Mohavewüste durch *Pronuba synthetica*, die fleischfrüchtige *Yucca aloefolia* der Golfstaaten bisweilen durch typische *Pronuba Yuccasella* bestäubt. Auch bei der Riesenyucca des nordöstlichen Mexikos (*Y. filifera*) und der in Texas einheimischen *Y. rupicola* ist Bestäubung durch noch unbekannte Arten von *Pronuba* anzunehmen. Die Kiefertaster letzterer Gattung sind sehr lang, 5-gliedrig, das Basalglied des ♀ in ein langes, cylindrisches Greiforgan verlängert, das innerseits mit Stacheln bewehrt ist, während beim ♂ dieses Glied nur einen stumpfendigenden Höcker bildet. Die Gattung *Prodoxus*, von der 10 Arten bekannt sind, unterscheiden sich nur durch die Abwesenheit des Greiforgans bei den ♀ und durch fufslose Larven von der Gattung Pronuba. Beide Gattungen sind offenbar Zweige derselben Stammform.

Umfange seines eigenen Kopfes aufnimmt und dieselben zwischen dem Greiforgan und den Vorderbeinen festhält. Darauf schiebt es — in der Regel auf einer anderen Blüte — mittels der sehr spitzen und harten Legescheide ein Ei durch die Seitenwand des Fruchtknotens, klettert dann am Pistill bis zur Narbe in die Höhe und schiebt hier mit dem aufgerollten Kiefertaster und dem Rüssel Pollen in die bei Yucca sehr ausgebildete Narbenhöhlung etwa in der Weise ein, wie man einen Flintenlauf ladet. Dasselbe Geschäft wird an der nämlichen Blüte mehrere Male wiederholt. Die aus den abgelegten Eiern sich entwickelnden Larven verzehren eine verhältnismäfsig nur geringe Zahl von Samen der Yuccapflanze und begeben sich im Herbst aus dem Fruchtknoten in die Erde, wo sie sich in einen Kokon einspinnen und darin bis zum nächsten Frühjahr überwintern. Die Verpuppung tritt etwa 14 Tage vor der Blütezeit der Nährpflanze ein, und das Erscheinen des Falters fällt mit dem Aufblühen derselben zusammen. Die Befruchtung von Yucca ist ausschliefslich an die Vermittelung der Motte geknüpft, da Selbstbestäubung bei den meisten Arten wohl durch die Stellung der Geschlechtsorgane verhindert ist. Ein andeutungsweise ähnlicher Fall kommt noch R. White (Journ. of Bot. 1873) bei einigen *Noctuiden* (*Dianthoecia)* vor, deren Raupen im Fruchtknoten von *Silene-* und *Lychnis*-Arten leben und die als Falter die betreffenden Blüten vorzugsweise, aber nicht ausschliefslich, bestäuben.

Von Blüteneinrichtungen der *Liliaceen* wurden die der *Dracaena Goldieana* durch Marion (Bot. Centralblatt Bd. IX. No. 6), die der neuseeländischen *Callixene parviflora, Cordyline australis, Astelia nervosa, Anthericum Hookeri* und des *Phormium tenax* durch G. M. Thomson (Trans. Proc. New Zealand Instit. 1880 Vol. VIII.), die von *Eremurus robustus* durch Asa Gray (Bot. Gaz. Vol. V. 1880) und die von *E. spectabilis* durch F. Hildebrand (s. oben p. 270) näher beschrieben. Über die Bestäubung der *Palmen* machte Beccari (Malesia Vol. I. Genova 1877) einige Andeutungen, nach denen z. B. bei *Calamus, Zalacca* und *Nenga* kleine Rüsselkäfer (*Sphenophoriden*), in andern Fällen auch *Cetoniiden* als Kreuzungsvermittler auftreten sollen; als insektenblütig sind nach Beccari alle Palmenarten mit kurzen, unbeweglichen Staubgefäfsen zu betrachten, während die mit weit hervorragenden, beweglichen Filamenten versehenen Arten windblütig sind. Von der Zingiberacee *Roscoea purpurea* beschrieb Lynch

(Journ. Linn. Soc. Vol. XIX) einen mit dem von *Salvia* zu vergleichenden Bestäubungsmechanismus. Auch andere in blütenbiologischer Hinsicht bisher weniger studierte Pflanzengeschlechter wurden mehr und mehr in den Kreis der Untersuchung gezogen, so z. B. die Melastomacee *Rhexia virginica,* aus deren eigentümlichen Blasebalgantheren die besuchenden Bienen nach Leggett (Bull. Torrey Bot. Club. VIII. 1881) einen Strahl von Pollen hervordrücken, desgleichen das derselben Familie angehörige *Heterocentron roseum* durch Bailey (ebenda IX. 1882), mehrere Arten der Sterkuliaceengattung *Rulingia* durch Urban (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. I. p. 53—56). Letzterer Autor machte ferner ausgedehnte Studien über die Bestäubungseinrichtungen bei der Familie der *Rutaceen,* speziell den Gattungen *Ruta, Coleonema, Dictamnus, Calodendron, Diosma, Adenandra, Barosma, Ravenia, Zieria, Eriostemon, Boronia, Cusparia, Choisya, Skimmia, Murraya, Citrus* und *Ptelea* (Zur Biologie und Morphologie der Rutaceen. Jahrb. d. Kgl. Botan. Gartens zu Berlin. Bd. II. p. 366 bis 404). Auch Haviland (Proc. Linn. Soc. New South Wales. Vol. VII. 1882) beschrieb einige Rutaceen (*Philotheca australis, Boronia pinnata*) in deren protandrischen Blüten anfangs die Narbe durch die ihr aufgelagerten Staubfäden vollkommen unzugänglich gemacht wird. Die südafrikanische *Diosma ericoides* wurde von Trelease (Proc. Boston Soc. Vol. XXI. 1882) der Blütenstruktur nach geprüft. Von *Lobeliaceen* untersuchte Urban (Jahrb. d. Kgl. Bot. Gartens zu Berlin. Bd. I. 1881. p. 260—277) die Gattungen *Rollandia, Cyanea, Delissea, Clermontia, Centropogon, Siphocampylos, Isotoma, Laurentia, Lysipoma, Downingia, Pratia, Colensoa, Heterotoma* und *Lobelia,* deren Blütenbau im wesentlichen mit dem bereits durch Hildebrand, Delpino u. a. beschriebenen übereinstimmt; nur *Monopsis lutea* und *debilis,* sowie einige afrikanische Lobelien besitzen abweichende Einrichtungen. Die nordamerikanischen Lobelien wurden von Trelease (Americ. Natural. 1879), die europäische *Lobelia Dortmanna* durch Errera und Gevaert (in der früher citierten Abhandlung p. 132—134) beschrieben. Von *Akanthaceen* kamen der bienenblütige *Cystacanthus turgidus* und die durch einen reizbaren Griffel ausgezeichnete *Goldfussia isophylla* durch Trelease (a. a, O.), sowie die durch ihren Griffel (mit einem röhrenförmigen oberen und einem als Hebel fungierenden unteren Ast) merkwürdige *Meyenia erecta* durch Lynch (Journ. Linn. Soc. Vol. XVII. 1880) zu näherer Darstellung.

Zahlreiche blütenbiologische Mitteilungen bezogen sich auf *Scrophulariaceen* wie z. B. von Behrens (Beiträge zur Geschichte der Bestäubungstheorie. Elberfeld 1878) über *Mimulus Tilingii*, von Dodel-Port (Illustriertes Pflanzenleben. Lief. 4/5. Zürich 1880) über *Calceolaria amplexicaulis*, von Cheeseman (Nature. Vol. XVII. 1877) über die Blüte von *Glossostigma elatinoides*, die eine löffelförmige, bei Berührung nach hinten umkippende Narbe besitzt, über die Einrichtung von *Torenia asiatica*, deren Blüten nach Bailey (Bull. Torrey Bot. Club. Vol. IX. 1882) einen der Pollenausstreuung dienenden Staubfädenanhang, sowie eine reizbare Narbe aufweisen, über die Arten von *Scrophularia* durch Trelease (Bull. Torrey Bot. Club. Vol. VIII. 1881) u. a., — desgleichen Arbeiten über *Labiaten*, wie von Hildebrand (Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. I. 1883) über *Salvia carduacea*, die sich durch unbewegliche Staubgefäfse und rechts und links stehende Narbenlappen vor andern Arten der Gattung auszeichnet, von Trelease (Proc. Boston Soc. XXI. 1882) über *Westringia rosmarinifolia* mit zwei sterilen, zu einem Stützapparat umgeformten Staubgefäfsen, von Errera und Gevaert (a. a. O.) über *Plectranthus fruticosus*, *Coleus Blumei* und die falterblütige *Monarda ciliata*, von Isaman (Americ. Journ. Scienc. Arts. III. Ser. Vol. XV) über *Trichostema*. Von *Polemoniaceen* wurde die hummelblütige *Cobaea scandens* durch Behrens (Beitr. zur Geschichte der Bestäubungstheorie. Elberfeld 1878) und die falterblütige *C. penduliflora* in Caracas durch A. Ernst (Nature. Vol. XXII) untersucht; bei letzterer Art ist der Bestäubungsvorgang ähnlich wie bei dem von Fritz Müller (s. oben) beschriebenen *Hedychium*, indem die vor der Blüte schwebenden und ihren Rüssel einsenkenden *Sphingiden* (*Chaerocampa*, *Dilledia*, *Amphonyx*) mit der Spitze der Vorderflügel die seitlich stehenden Antheren schlagen und dadurch Pollen aufnehmen, den sie beim Anstreifen an der Narbe anderer Blüten absetzen. Die Blüteneinrichtung von *Sarracenia purpurea* (Sarraceniacee) und *Heteranthera reniformis* (Pontederiacee) beschrieb Hildebrand (Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. I. 1883), die der Protaceen *Hakea nodosa* und *Grevillea Thelemanniana* Trelease (Proc. Boston Soc. Vol. XXI. 1882), der auch eine vom gewöhnlichen Typus der Papilionaceen abweichende Blütenkonstruktion bei *Clitoria Mariana* und *Centrosema virginianum* (Americ. Natural. 1879. p. 688—692) nachwies. Einen Beitrag zur Kenntnis der Papilionaceenblüten (*Baptisia*

tinctoria) lieferte ferner W. W. Bailey (Bot. Gaz. Vol. V. 1880) desgl. für *Kacteen* (*Cereus phoeniceus*) Rusby (Bull. Torr. Bot. Club. VIII. 1881), für *Gentianeen* (*Sabbatia angularis*) Lester F. Ward (Americ. Entomolog. 1880) u. a. Über aufsereuropäische *Erikaceen* machten Hildebrand (für *Rhodora canadensis* in Flora 1881. No. 32), Barnes (für *Clethra alnifolia* und *acuminata* in Bot. Gaz. 1880. p. 104), Dodel-Port (für die schon von Hasskarl beschriebene *Kalmia latifolia* in Illustr. Pflanzenleben. Lief. 4/5.), Trelease (für die südafrikanische *Erica Willmorei* in Proc. Boston Soc. XXI. 1882), G. M. Thomson für *Gaultheria antipoda* und *G. rupestris* in Trans. Proc. New Zeeland Instit. 1880. Vol. XIII) blütenbiologische Angaben. Letzterer Autor gab zahlreiche Andeutungen über die Bestäubungseinrichtungen anderer Pflanzen Neuseelands wie Epacrideen (*Cyathodes acerosa*, *Leucopogon Fraseri*, *Pentachondra pumila*, *Dracophyllum longifolium*), Lobeliaceen (*Pratia angulata*), Stylidieen (*Phyllachne sedifolia*, *Stylidium subulatum*), Saxifragaceen (*Donatia Novae-Zealandiae*), Kampanulaceen (*Wahlenbergia gracilis* und *saxicola*), Kompositen u. s. f. Die von Thomson ausgesprochenen, allgemeinen Ergebnisse über den Charakter der neuseeländischen Blumenflora teilen wir weiter unten mit.

Schliefslich sind die Untersuchungen zu erwähnen, welche sich in dem Zeitraum vor 1882 mit den Bestäubungsverhältnissen von Wasserpflanzen beschäftigten. In dieser Richtung lieferten besonders Clavaud (Sur le véritable mode de fécondation de *Zostera marina*. Act. Soc. Linn. Bordeaux, 4. sér. T. II. 1878), Engler (Notiz über die Befruchtung von *Zostera marina*, Bot. Zeit. 1879, p. 654, 655), Ludwig (Über die Bestäubungsverhältnisse einiger Süfswasserpflanzen und ihre Anpassung an das Wasser und gewisse, wasserbewohnende Insekten. Kosmos X, p. 7—12) und Trelease (Proc. Boston. Soc. Vol. XXI, 1882) wichtige Beiträge.

Die auf den letzten Seiten (p. 291—375) vorgenommene, kursorische Aufzählung der wichtigeren blütenbiologischen Arbeiten aus der darwinistischen Periode wird ausreichen, um eine Vorstellung von der beträchtlichen Ausdehnung dieses Gebiets zu geben, das schliefslich sämtliche durch die systematische Forschung beschriebenen Blumenformen von neuem zu prüfen und im Zusammenhange mit den Bestäubungsvorgängen zu deuten hat — ein Ziel, dessen Erreichung allerdings erst von der Zukunft zu erhoffen ist.

3. Körperausrüstung und Lebensgewohnheiten der Blumenbesucher.

Die Untersuchung der Bestäubungseinrichtungen bildet nur den einen Hauptzweig der Blütenbiologie; ein ebenso ausgedehnter zweiter macht die genaue Erforschung der mit der Blumenausbeutung zusammenhängenden Körperausrüstungen und Lebensgewohnheiten aller am Blumenbesuch beteiligten Tiere, zumal der Insekten, zu seiner Aufgabe. Botanik und Zoologie sind zum Ausbau dieses Zweiges mit gleichem Rechte berufen. Naturgemäfs hat sich aber die Teilung der Arbeit auf diesem Gebiete so vollzogen, dass von zoologischer Seite mehr die morphologisch-systematischen, entwickelungsgeschichtlichen und physiologischen Fragen, von botanischer vorwiegend die mit der Blumen- und Farbenauswahl der Bestäuber zusammenhängenden Thatsachen erörtert worden sind. Unsere Litteraturübersicht darf sich daher auch auf Arbeiten letzterer Art beschränken. Eine dem Bedürfnis des Blütenbiologen entsprechende Darstellung über die beim Blütenbesuch in Betracht kommenden morphologischen und biologischen Besonderheiten der verschiedenen Insektenordnungen ist zuerst von H. Müller in dessen Werke über die Befruchtung der Blumen (p. 28—58) gegeben worden, nachdem derselbe in einer schon früher erwähnten (s. p. 163) Arbeit die Lehre Darwin's speciell auf die Familie der Apiden angewandt und die Descendenz derselben von Grabwespen zu begründen versucht hatte; gleichzeitig verband er mit diesen phylogenetischen, uns hier nicht weiter beschäftigenden Spekulationen auch die Mitteilungen zahlreicher, thatsächlicher Beobachtungen über die blütenbiologisch so wichtigen Einrichtungen der Rüsselstruktur, der Körperbehaarung, der Ernährungsweise, der Auffütterung der Larven, sowie den Zuständen der socialen, einsamen oder parasitären Lebensweise bei den verschiedenen Gattungen des Apidenstammes. Von späteren Arbeiten Müller's kommen hier mehrere seiner Aufsätze in der Bienenzeitung (1875 bis 1877, 1882) und im Kosmos („Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter", Vol. III, 1878; „Die Entwickelung der Blumenthätigkeit der Insekten", Vol. IX, 1882; „Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene", XII. 1883) in Betracht. Von anderen Forschern haben auf diesem Gebiete bis zum Jahre 1882 besonders Fritz Müller, Godron, Christy, Savastano, Bennett, E. Krause, Ludwig, Trelease, Patton, Powell,

Focke, W. H. Müller, Forel und J. Lubbock kleinere oder gröfsere Beiträge zur Förderung einzelner Fragen geliefert. Die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen mögen hier in summarischer Kürze und nach Insektengruppen geordnet zusammengestellt werden, wobei vorwiegend nur die in Mitteleuropa einheimischen Formen berücksichtigt werden können.

I. Hymenopteren (Hautflügler).

A. *Apiden* (Blumenwespen, Bienen)*). Sie leben in vollkommenem Zustande nur von Blumennahrung und füttern auch ihre Brut ausschliefslich mit Pollen und Honig auf. Dem Bau ihres Körpers und ihren Lebensgewohnheiten nach bieten sie eine Reihe verschiedener Anpassungsstufen an das Blumenleben dar. Auf der untersten, den Grabwespen nahestehenden Stufe befinden sich die Gattungen *Prosopis* und *Sphecodes*, die den Pollen vorwiegend oder ganz mit dem Munde aufnehmen und daher eines specialisierten Sammelapparats nicht bedürfen; auch entfernen sie sich im Bau ihrer Mundteile nur wenig von den Grabwespen. Die *Prosopis*-Arten haben einen fast ganz kahlen Körper und wenig entwickelte Mundteile (Länge des Saugorgans 1—1,25 mm), von denen Unterkiefer und Unterlippe im Ruhezustand in eine dazu bestimmte Kopfaushöhlung zurückgezogen, beim Saugen dagegen vorgestreckt werden. Die Zunge ist kurz, vorn stark verbreitert und ausgerandet — eine Eigentümlichkeit, die in Zusammenhang mit der Gewohnheit steht, die Larvenkammern innen mit Schleim auszukleiden (ähnlich auch bei der Andrenide *Colletes*). Bei *Sphecodes* findet sich dagegen am Kopf, Thorax und an den Beinen ein spärliches Haarkleid, an welchem Pollenkörner haften können; ausserdem ist die Zunge zugespitzt und behaart. Beide Gattungen füttern ihre Larven mit dem ausgespieenen Überschuss der eigenen Honig- und Pollennahrung. Hiermit steht ihre Blumenauswahl in deutlichem Zusammenhang, indem von ihnen Blumen mit flachgeborgenem Honig bevorzugt werden, jedoch dringen die Prosopis-Arten infolge ihrer Kleinheit nicht selten auch in Bienenblumen ein und fressen dort Pollen. Auf einer höheren Stufe der Aus-

*) Von neueren zoologischen Arbeiten über die Biologie der Apiden sind besonders die von H. Friese (Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. Bd. V p. 751—860) und Hoffer (Die Hummeln Steiermarks, Graz 1883; Schmarotzerhummeln Steiermarks, Graz 1888) hervorzuheben.

bildung steht der Pollensammelapparat bei den sehr artenreichen Gattungen *Andrena* und *Halictus*, bei deren Weibchen die Haarbekleidung an Schienen, Schenkeln und Hüften der Hinterbeine, bei Andrena auch am Metathorax, stark entwickelt ist und aufserdem an den Seiten der Hinterleibsbasis und des Metathorax glatte, zur Aufnahme von Blütenstaub geeignete Stellen vorhanden sind. Die Mundteile sind meist schmäler und gestreckter, als bei den vorigen Gattungen und daher zum Eindringen in etwas tiefere Honigbehäter befähigt, die Zunge ist jedoch ziemlich kurz und nur infolge der Länge von Kinn und Angeln weiter vorstreckbar. Sie gewinnen das Larvenfutter ausschliefslich oder vorwiegend mittels des Sammelapparats; Müller beobachtete jedoch bisweilen einzelne Arten beim Pollenfressen und sah eingefangene Exemplare mit Pollen gemischte Honigtropfen ausspeien. In biologischer Hinsicht ist der Unterschied in dem Auftreten der beiden Geschlechter bei *Andrena* und *Halictus* von Bedeutung, indem bei ersterer Gattung ♀ und ♂ annähernd gleichzeitig erschienen, während bei *Halictus* nur die ♀ allein im Frühjahr fliegen, worauf parthenogenetische Sommer- und Herbstgenerationen folgen, deren ♂ eine bis in den Herbst dauernde Flugzeit haben und dann zu Grunde gehen, während die befruchteten ♀ überwintern. Die Arten von *Andrena* (Rüssellänge 2—7 mm) und *Halictus* (1,5 bis 6 mm) ziehen im Allgemeinen die Blumen mit offenen, teilweise oder völlig geborgenem Honig jeder anderen Blumenkategorie vor. Jedoch zeigen einige Andrenen eine sehr exclusive Vorliebe für bestimmte Blumen, so z. B. *Andrena Cetii* und *Hattorfiana* für Skabiosen, *A. florea* für Bryonia, *A. cinerea* für Salix, *A. nasuta* für Anchusa u. a. Die frühfliegenden Andrenen stellen das Hauptkontingent der Besucher an Weidenkätzchen, die spät erscheinenden *Halictus*-Männchen fliegen vorzugsweise an spätblühenden Blumengesellschaften; Erscheinungszeit der Insekten und Anthese der Blumen stehen somit in deutlicher Wechselbeziehung. Unter den kurzrüssligen Insekten, die wie *Andrena* und *Halictus* eingestaltige Lippentaster, d. h. solche mit nicht verbreiterten Basalgliedern haben, zeichnen sich ferner die Gattungen *Cilissa* (*Melitta*), *Dasypoda* und *Panurgus* durch einen sehr entwickelten Pollensammelapparat aus. *Cilissa*, deren häufigste Art (*C. tricincta*) mit Vorliebe Papilionaceen (*Medicago, Trifolium, Lotus* u. a.) besucht, besitzt auf Schiene und Ferse der Hinterbeine eine dichte Haarbürste, sowie einen steifen, das zweite Tarsenglied bedeckenden

Haarbüschel und nähert sich in dieser Beziehung den Anthophoriden, der Saugapparat ist dagegen nur kurz. *Dasypoda* (Hosenbiene) trägt an Hinterhüfte, Hinterschiene und der stark verlängerten Hinterferse gefiederte Sammelhaare von aufserordentlicher Länge und häuft auf denselben Pollenmassen von solchem Umfange an, dass dieselben von C. C. Sprengel mit den Waarenballen eines Packpferdes verglichen werden konnten. Nach den Beobachtungen H. Müller's (Ein Beitrag zur Lebensgeschichte der Dasypoda hirtipes, Verh. d. nat. Ver. f. Rheinl. u. Westf. 41. Bd., p. 1—52) beträgt eine einzige Pollenernte, die ein *Dasypoda*-Weibchen in ihre Bruthöhle einträgt, etwa die Hälfte ihres eigenen Körpergewichts; aus 5 bis 6 solchen Trachten formt sie nach Durchfeuchtung mit Nektar eine Kugel, deren Gewicht 0,23—0,36 g beträgt und die von der auf ihr sich entwickelnden Larve vollkommen verzehrt wird. Diesem starken Pollenbedürfnis der Larven entspricht auch die Blumenauswahl der Hosenbiene, deren ♀ ausschliefslich auf den für das Pollensammeln bequemsten Blumengesellschaften (*Kompositen, Dipsaceen*) mit hastigen Bewegungen Blütenstaub einsammeln. Die Gattung *Panurgus* trägt an Ferse, Schiene, Schenkel und Hüfte der Hinterbeine lange Sammelhaare, aufserdem hat sie an der Seite des Metathorax glatte Stellen für die Pollenaufnahme und zeigt in ihrem Saugapparat insofern einen Übergang zu den langrüssligen Bienen, als die Zunge länger gestreckt und die beiden unteren Glieder der Lippentaster ver-

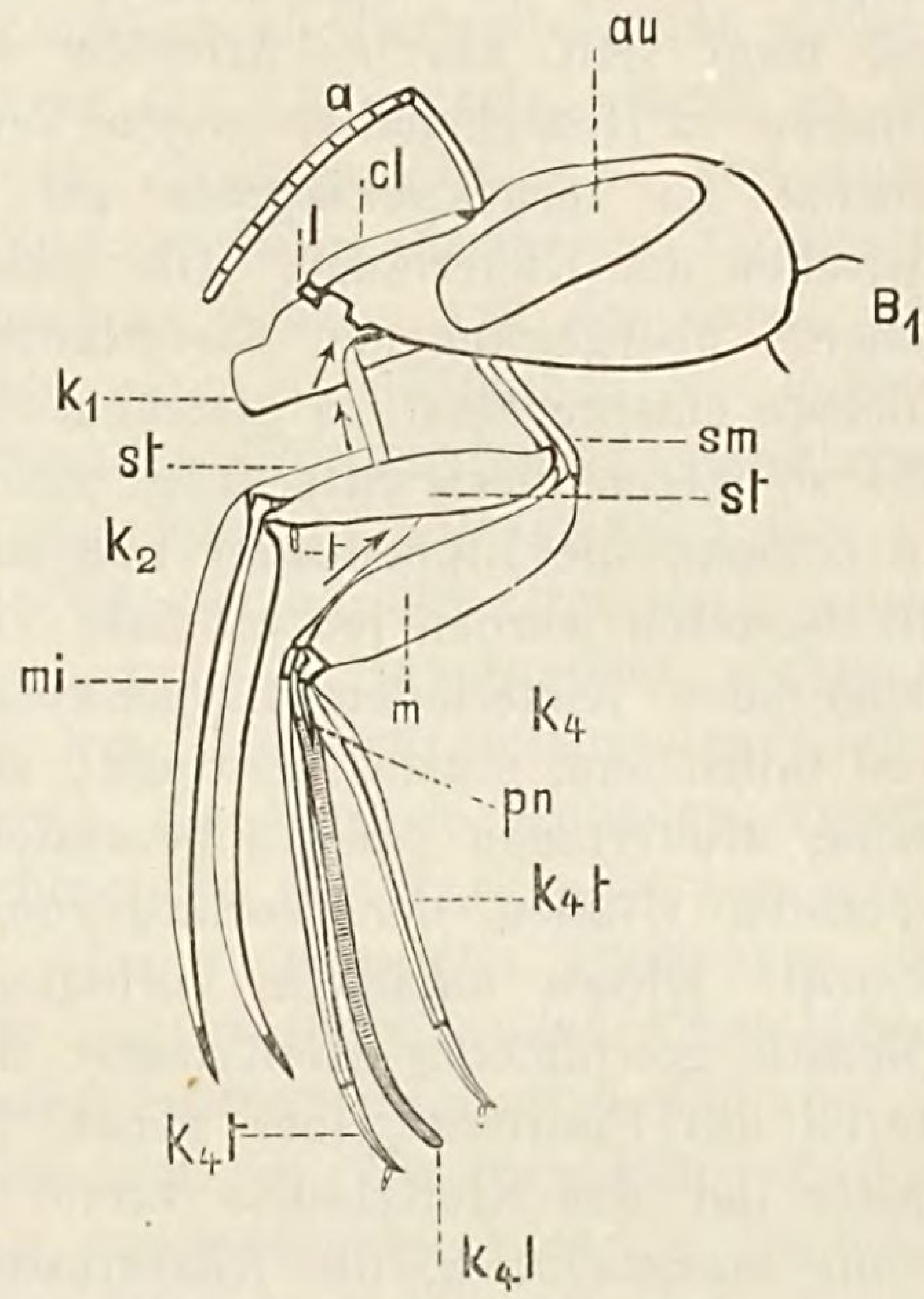


Fig. 48.

Kopf einer Hummel von der Seite mit vorgezogenen Mundteilen (nach Kolbe).

k_1 der rechte Oberkiefer, k_2 die beiden Unterkiefer, *st* Stamm derselben, *mi* die säbelförmigen Laden derselben, *t* der kleine zweigliedrige Unterkiefertaster, k_4 Unterlippe, $k_4 l$ der in der Längsaxe hohle wurmförmige Vorderteil derselben, $k_4 t$ der viergliedrige Taster derselben, *pn* eine der beiden Nebenzungen, *sm* Unterkinn, *l* Oberlippe, *cl* Kopfschild, *au* Auge, B_1 vorderer Brustabschnitt.

längert und abgeflacht sind; auch die Arten dieser Gattung besuchen vorwiegend Kompositen.

Die weitere Ausprägung der Mundteile bei den Apiden (s. Fig. 48) schildert H. Müller (Befr., p. 50, 51) folgendermafsen: „Sobald die Zunge sich soweit gestreckt hat, dass sie sich nicht mehr in den vorderen hohlen Teil des Kinns zurückziehen kann, klappt sie sich im Ruhezustande nach unten und hinten zurück und birgt sich, um bei Arbeiten des Nestbaues und beim Eindringen in Honigbehälter gegen Verletzungen geschützt zu sein, sowohl im zurückgeklappten als im vorgestreckten Zustande zwischen den Kieferladen. Die einmal in den Dienst als Zungenscheide übergegangenen Kieferladen strecken sich nun, diesem Dienste entsprechend, in gleichem Schritte mit der Zunge selbst; ebenso folgen dieser Streckung, um noch als Tastspitzen fungieren zu können, die Lippentaster und anfangs auch die Kiefertaster; die letzteren werden jedoch bald von den sich immer mehr verlängernden Kieferladen, Lippentastern und der Zunge überholt und fallen nun, nutzlos geworden, allmählicher Verkümmerung anheim; Kieferladen und Lippentaster halten dagegen bis zu den höchsten Graden der Verlängerung mit der Zunge gleichen Schritt. Dieses ungleiche Verhalten der ursprünglich gleichem Dienste gewidmeten Kiefertaster und Lippentaster erklärt sich durch das Eintreten einer neuen Funktion, welche die Lippentaster mit den Kieferladen vereint übernehmen, und welche sie völlig unentbehrlich, die Kiefertaster dagegen neben ihnen sehr wohl entbehrlich macht. Mit der steigenden Verlängerung der Zunge prägen sich nämlich die Kieferladen immer entschiedener zu einer die Zunge dicht umschliefsenden Scheide aus, die derselben nicht nur beim Zurückklappen in die Ruhelage und beim Eindringen in Blumenröhren Schutz gegen Verletzungen gewährt, sondern auch beim Honigsaugen die Rolle eines Saugrohres übernimmt, in welchem die Zunge, wahrscheinlich*) durch ein von

*) Diese Annahme ist nach Untersuchungen von Wolff (Das Riechorgan der Biene. Nova Acta d. K. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. XXXVIII, Nr. 1. Dresden 1875, p. 100) unrichtig, da zu den betreffenden Haaren weder Muskeln noch Nerven gehen. Wolff bestreitet aufserdem (p. 98) das von Müller für die Honigbiene behauptete Anbohren von saftigem Gewebe mittels der Spitze der zusammengelegten Kieferladen und teilt zahlreiche neue Fakta über die feinere Anatomie des Bienenmundes mit; die von ihm als Riechorgan gedeutet Drüse ist ein Geschmacksorgan.

ihrer Spitze rasch bis zu ihrer Wurzel hin fortschreitendes Aufrichten der aufeinanderfolgenden Haarquirle, den mit der Spitze aufgenommenen Honig gegen die Mundöffnung hin presst. In den Dienst dieser eigentümlichen Saugarbeit werden nun auch die Lippentaster gezogen, indem ihre drei oder zwei untersten Glieder sich abplatten und die Kieferladen in der dichten Umschliefsung der Zunge unterstützen, während das letzte oder die beiden Glieder ihrer ursprünglichen Funktion als Tastspitzen treu bleiben. Sobald nun die untersten Glieder der Lippentaster einmal zu der bezeichneten neuen Vorrichtung übergegangen sind und einen wesentlichen Bestandteil des Saugapparates ausmachen, verlängern sie sich natürlich in ganz gleichem Schritte mit der Zunge und den Kieferladen und wandeln sich so allmählich zu langen, dünnen, die Zunge umschliefsenden Chitinplatten um, während die als Tastspitzen weiter fungierenden Endglieder auch ihre ursprüngliche Form und geringe Länge und ihre frei nach aufsen abstehende Lage behalten, wogegen die ursprünglich sechsgliedrigen Kiefertaster, sobald sie von den sich streckenden Kieferladen überholt sind, nur noch als nutzlose Anhänge vererbt werden und daher alle Zwischenstufen der Verkümmerung von 6 bis zu 0 Gliedern darbieten. Eine noch weitere Steigerung der Zungenlänge über die Länge der umschliefsenden Chitinblätter der Lippentaster und Kieferladen hinaus wird endlich dadurch ermöglicht, dass sich das unterste mit den Nebenzungen behaftete Stück der wurmförmigen Zunge zweimal umbiegt und in das hohle Ende des Kinns zurückzieht, wodurch bewirkt wird, dass die im eingezogenen Zustande gerade bis zur Spitze der umschliefsenden Chitinblätter reichende Zunge, wenn sie sich völlig ausreckt, um die ganze Länge des eingezogenen Stückes aus ihrer Scheide hervorragt. Als untergeordnete Anpassungen des stark verlängerten Saugapparates der Bienen sind noch die zum Anbohren saftreicher Gewebe befähigende Zuspitzung der Kieferladen und die Ausbildung eines häutigen Läppchens an der Spitze der Zunge, welches vermutlich zum Auflecken flacher, adhärierender Honigschichten benutzt wird, zu erwähnen."

Dieser Darstellung dürfte kaum etwas Wesentliches hinzuzufügen sein. Nach ihrem Pollensammelapparat zerfallen die langrüssligen Bienen in die beiden Reihen der Bauch- und der Schienensammler. Bei ersteren (mit den Gattungen *Megachile*, *Osmia*, *Anthidium*, *Heriades*, *Chelostoma* u. a.) trägt die Unterseite

des weiblichen Hinterleibs eine dichte Bürste starrer, etwas nach hinten gerichteter Borstenhaare (Bauchbürste). Hiermit steht im Zusammenhang, dass über $^9/_{10}$ der von den Bauchsammlern besuchten Blumen nach Müller solche sind, welche ihnen den Blütenstaub unmittelbar an die Unterseite des Leibes heften, wie *Echium*, die *Papilionaceen*, *Kompositen* u. a., so dass sich die Bauchbürste ohne Vermittelung der Fersenbürste vollständig mit Pollen füllt. *Anthidium manicatum* ♀ besucht fast ausschliefslich Bienen- und Hummelblumen (86,3 $^0/_0$ nach den Listen Müller's) und zeigt besondere Vorliebe für behaarte Labiaten (*Stachys*, *Salvia*, *Ballota*, *Phlomis* u. a.), deren Haare es beim Nestbau verwendet.

Bei einem Teile der mit Schiene und Ferse sammelnden, langrüssligen Bienen, nämlich den gesellig lebenden *Apis* und *Bombus*, sowie auch bei den solitären *Eucera* und *Macropis* ist die Gewohnheit eingetreten, den Blütenstaub schon vor der Anhäufung im Sammelapparat mit ausgespieenem Honig zu benetzen und ihn dadurch zu einer zusammenhängenden Masse zu machen, die leicht aus dem Sammelapparat entfernt und unmittelbar als Larvenfutter verwendet werden kann. Der zur Aufnahme der durchfeuchteten Pollenmasse dienende Apparat besteht bei den geselligen Apiden in der glatten, am Rande ringsum mit Borstenhaaren eingefassten Aufsenfläche der Hinterschiene (dem sog. Körbchen), deren Umgrenzung bei *Bombus* von zahlreichen ungeordneten Reihen steifer Haare gebildet wird, während dieselbe bei Apis auf wenige Reihen von Borsten reduciert ist; aufserdem sind die Haare auf der Ferse (Fersenbürste) bei letzterer Gattung in regelmäfsige Reihen geordnet. Die Weibchen von *Anthophora* und *Eucera* besitzen an Hinterschienen und Hinterfersen eine dichte Bürstenbehaarung. Die Rüssellängen aller dieser Gattungen sind zum teil beträchtlich; sie beträgt z. B. bei *Eucera longicornis* 10—12 mm, bei mehreren *Anthophora*-Arten ca. 12 mm, bei *Anthophora pilipes* sogar 19—21 mm, bei verschiedenen *Bombus*-Species 8—21 mm. Hiermit hängt die Blumenauswahl eng zusammen, indem z. B. die Besuche von *Eucera* an Bienenblumen (nach den Listen Müller's) 75 $^0/_0$, von *Anthophora pilipes* sogar 86,2 $^0/_0$ des beobachteten Gesamtbesuches ausmachen. Die frühe Flugzeit letztgenannter Biene bedingt ihr vorwiegendes Auftreten an Frühjahrsblumen wie *Pulmonaria*, *Corydalis*, *Primula* u. a. Über die Blumenauswahl der *Bombus*-Arten giebt folgende nach den Beobachtungen Müller's zusammengestellte Tabelle Auskunft.

	Unter 100 Blumenbesuchen im Tieflande fanden statt:			
	An Pollenblumen	An Blumen mit flach geborgenem Honig, sowie Blumengesellschaften	An Bienenblumen	An Falterblumen
Bombus hortorum . (Rüssel 14—21 mm)	1,7	32,1	64,4	1,7
Bombus agrorum . (Rüssel 12—15 mm)	2,1	37,6	57	2,1
Bombus silvarum . (Rüssel 10—14 mm)	—	40,7	57,6	1,7
Bombus pratorum . (Rüssel 8—14,5 mm)	2,7	44,4	52,8	—
Bombus lapidarius . (Rüssel 10—14 mm)	—	47	50,7	2,9
Bombus terrestris . (Rüssel 8—11 mm)	6,1	47,5	46,4	—

Diese Tabelle und ähnliche, aus Müller's Beobachtungen abgeleitete, statistische Angaben im vorliegenden Abschnitt sind meiner Arbeit: Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des Botanischen Gartens zu Berlin, Jahrb. d. k. bot. Gart. III u. IV, 1884 bis 1886 entnommen. Dieselbe wurde auch sonst im Obigen benutzt.

Hiernach besucht die kurzrüssligste Art: *Bombus terrestris* die Blumen mit tief geborgenem Honig (Bienenblumen) am seltensten, dagegen die Blumen mit flachliegendem Honig am meisten, während die langrüssligste Art: *B. hortorum* die Bienenblumen stärker als irgend eine andere Hummel bevorzugt; die Besuche der übrigen Arten an Bienenblumen nehmen proportional der Rüssellänge zu, die an Blumen mit wenig tief geborgenem Honig ab. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass die *Bombus*-Männchen, deren Rüssel im Allgemeinen 1—2 mm kürzer ist als der der Weibchen und Arbeiter, dementsprechend auch die ihnen den Honig am bequemsten darbietenden Blumengesellschaften in stärkerem Grade bevorzugen als jede andere Blumenkategorie. Je kurzrüssliger ferner die betreffenden Bombus-Arten sind, desto mehr neigen sie dazu, bei ihren Blumenbesuchen mit ihren kräftigen Oberkiefern von aufsen Löcher dicht über den honigführenden Stellen in die Blumen zu beifsen oder dieselben auf der Spitze der zusammengelegten Kieferladen anzubohren. Als derartige Blumenräuber zeichnen sich der kurzrüsslige *Bombus terrestris* und vor allem *Bombus mastrucatus* — nach Müller ein „Dysteleolog" unter den Bienen — aus, der eine eigentümliche Zähnelung des Oberkiefers besitzt, und den Müller in den Alpen an 34 verschiedenen Blumenarten (unter 76 überhaupt von ihm besuchten)

einbrechend fand. Unter den übrigen Hummelarten ist *B. hortorum* durch sein langes Saugrohr und den stark verlängerten Kopf für die Blumenausbeutung am besten veranlagt und entwickelt auch bei seinen Blumenbesuchen eine auffallend gröfsere Geschicklichkeit und Stetigkeit als die kurzrüssligen Arten. Die Honigbiene endlich steht trotz ihrer verhältnismäfsig geringen Rüssellänge (von 6 mm) ihrer Blumengeschicklichkeit nach auf dem Gipfel der Vollkommenheit und versteht einfache und komplizierte Blütenmechanismen je nach dem gerade vorliegenden Fall mit fast unfehlbarer Sicherheit und Virtuosität auszubeuten. Einen wesentlichen Vorsprung vor allen ihren Konkurrenten hat diese Art dadurch, dass von ihr infolge der sozialen Einrichtungen vom ersten Frühjahr bis zum Spätherbst eine grofse Zahl jederzeit blumentüchtiger Arbeiter vorhanden ist, wie sie von keiner anderen Apide mit gleicher Kontinuität ins Feld gestellt werden kann. Diesem Umstande ist es zuzuschreiben, dass die Honigbiene von allen Apiden die zahlreichsten Blumenarten besucht und selbst Windblüten und Pollenblumen keineswegs verschmäht. Ihre Besuche verteilen sich nach Müller in folgender Weise auf die verschiedenen Blumenklassen des Tieflandes und der Alpen.

	Unter 100 Blumenbesuchen fanden statt: Im Tieflande Besuche	In den Alpen Besuche
an Bienenblumen	35,2	37,5
„ Blumen mit völlig geborgenem Honig	20,8	19,6
„ Blumen mit teilweiser Honigbergung	13,6	7,1
„ Blumengesellschaften	13,3	23,2
„ Blumen mit offenem Honig	8,7	3,6
„ Windblüten und Pollenblumen . . .	7,2	8,9
„ Falterblumen	1,1	—

Hiernach nimmt *Apis* zwischen den beiden Reihen der kurz- und langrüssligen Bienen der Blumenauswahl nach eine Mittelstellung ein, indem sich ihre Besuche ziemlich gleichmäfsig auf Blumen mit völlig geborgenem Honig, Blumengesellschaften und Bienenblumen verteilen, jedoch mit entschiedener Vorliebe für letztere.

Endlich sind noch die Schmarotzerbienen (Kuckucksbienen) zu erwähnen, deren Brut in den Nestern fremder Arten aufgefüttert wird, und deren Weibchen starke Reduktionen des Pollensammel-

apparats aufweisen. Die zu ihnen gehörigen Formen stehen mit bestimmten anderen Gattungen von Sammlerbienen in näherer verwandtschaftlicher und consozialer Beziehung — so *Psithyrus* zu *Bombus*, *Melecta* und *Crocisa* zu *Anthophora*, *Coelioxys* und *Stelis* zu den *Megachiliden* u. a. — ein Verhältnis, das auch in der Blumenauswahl der Schmarotzerformen zum Ausdruck kommt, indem sie die von ihren Wirtsformen gern aufgesuchten Blumenkategorien, resp. Blumenspezies ebenfalls bevorzugen. Wegen ihres rudimentären Sammelapparats leisten die Schmarotzerbienen bei der Pollenübertragung von Blüte zu Blüte nur unwesentliche Dienste.

Bezüglich der Farbenauswahl der Apiden haben die zahlreichen Beobachtungen*) H. Müllers zu dem Ergebnis geführt, dass die kurzrüssligen Bienen die weifsen und gelben Blumenfarben, die langrüssligen Rot, Blau und Violett bevorzugen. Apis nimmt auch in dieser Beziehung eine mittlere Stellung ein. Es geht dies z. B. aus folgender, nach den Beobachtungen Müller's berechneter Tabelle hervor.

		Unter 100 Blumenbesuchen fanden statt: An hellfarbig. Blumen (Weifs und Gelb).	An dunkelfarbig. Blumen (Rot, Blau und Violett).
Von kurzrüssligen Bienen	*Sphecodes* (2 Arten) . .	73,7	26,7
	Prosopis (3 Arten) . . .	63,3	36,7
	Halictus (11 Arten) . .	74	26
	Andrena (11 Arten) . .	64,4	35,6
Von langrüssligen Bienen	*Anthidium manicatum* . .	13	87
	Osmia (4 Arten) . . .	22,8	77,2
	Megachile (6 Arten) . .	33	67
	Anthophora pilipes . . .	17,3	82,7
	Psithyrus (3 Arten) . .	26	74
	Bombus (9 Arten) . . .	38,5	61,5
	Apis (im Tieflande) . .	52,7	47,3
	„ (in den Alpen) . .	39,3	60,7

Hierzu ist zu bemerken, dass einerseits die Zahl der weifsen und gelben Blumen unter den von den kurzrüssligen Bienen be-

*) Dieselben haben bezüglich ihrer thatsächlichen Richtigkeit in der Folgezeit durch die blumenstatistischen Arbeiten Mac Leod's (a. a. O.), sowie auch durch meine eigenen Zählungen (a. a. O.) vollkommene Bestätigung gefunden.

vorzugten Blumen mit flach liegendem Honig, andrerseits unter den von den langrüssligen am meisten aufgesuchten Blumen mit tief geborgenem Honig die rote, blaue und violette Farbe ganz bedeutend überwiegt. Der Überschuss des Insektenbesuches nach der einen oder anderen Seite kann nun ebensowohl durch Vorliebe der Tiere für eine bestimmte Farbe (resp. für einen bestimmten Helligkeitsgrad), als durch Bevorzugung einer bestimmten Blumenkategorie, wie beispielsweise durch die ganz unzweifelhafte Liebhaberei der langrüssligen Apiden für Bienenblumen, bedingt sein. Der Schluss von der Bevorzugung einer bestimmten Blume durch eine Bienenart auf ihre Vorliebe für die betreffende Blumenfarbe bedarf daher einer näheren Untersuchung. Experimentell wurde die Farbenauswahl*) der Bienen zuerst durch J. Lubbock (Ants, Bees and Wasps: a Record of Observations on the Habits of the Social Hymenoptera. London 1882; Deutsche Ausgabe, Leipzig 1883) und H. Müller (Die Farbenliebhaberei der Honigbiene, Kosmos XII. 1883) geprüft. Ersterer (a. a. O., Deutsche Ausg., p. 247—56) stellte zunächst fest, dass die Bienen einen „Farbensinn" besitzen, indem er gezeichnete Bienenindividuen gewöhnte, Honig auf Papier von bestimmter Farbe zu suchen; er setzte z. B. eine Biene zu etwas Honig, das auf blauem Papier lag, und etwa 3 Fuſs davon legte er eine ähnliche Menge Honig auf orangefarbenes Papier. Nachdem die Biene zweimal aus dem Stocke zurückgekehrt war, wurden die Papiere vertauscht; sie flog aber wieder zu dem Honig auf dem blauen Papier. Nachdem sie wieder drei Besuche gemacht hatte, immer auf dem blauen Papier, vertauschte er dieses nochmals, sie folgte wiederum der blauen Farbe, obwohl der Honig an seiner Stelle liegen geblieben war. Eine andere Biene wurde an Grün gewöhnt und kehrte zu dieser Farbe zurück, als letztere einen Fuſs weit fortgerückt und nacheinander durch Gelb, Orangegelb, Weiſs und Rot ersetzt war; als sie dagegen durch Blau ersetzt wurde, flog die Biene zum Blau. Um ferner die Vorliebe der Bienen für eine besondere Farbe festzustellen, nahm Lubbock sieben kleine Objektgläser, überklebte sechs davon mit blauem, grünem, orangefarbenem, rotem und weiſsem Papier, während das siebente unbeklebt blieb,

*) Wir übergehen hier die zahlreichen Untersuchungen, die über das Sehvermögen der Insekten angestellt worden sind; zur Orientierung über das Thema sei auf Kolbe's Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893, p. 457—485 verwiesen.

legte dann alle sieben in eine Reihe, etwa einen Fuſs auseinander, und auf jedes eine zweite Glasplatte mit einem Tropfen Honig. Eine gezeichnete Biene, die vorher gewöhnt worden war, an einer bestimmten Stelle Honig zu finden, wurde nun, wenn sie auf einer der Platten etwa $^1/_4$ Minute Honig gesaugt hatte, durch Wegnahme desselben veranlasst, auf eine zweite Platte zu fliegen, dann durch Wegnahme dieser auf eine dritte geleitet und so fort, bis sie alle sieben Platten besucht hatte. Die Reihenfolge, in welcher sie die 7 Platten besuchte, wurde jedesmal notiert, und die Reihenfolge der Farben, sowie die Lage des Honigtropfens zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Besuchen verändert. Aus einer groſsen Zahl derartiger Versuche leitete Lubbock den Schluss ab, dass die Lieblingsfarbe der Biene Blau ist, während sie die übrigen Farben in der Aufeinanderfolge: Weiſs, Gelb, Rot, Grün, Orange aufsucht. Müller verbesserte die Beobachtungsmethode Lubbock's dadurch, dass er jedesmal nur 2 mit Honig versehene Platten von verschiedener Farbe nebeneinanderlegte und diese einer gröſseren Zahl von gezeichneten Bienen zur Auswahl darbot, die ohne aufgescheucht zu werden, den Honig in aller Ruhe aufsaugen durften, und dass er ferner nicht Papier, sondern die Blumenblätter bestimmt gefärbter Blumen anwendete, die er zwischen Glasplatten hermetisch einschloss. Unter Berücksichtigung zahlreicher, das Resultat mehr oder weniger beeinflussender Nebenumstände gelangte er nach etwa 100maliger Wiederholung der Versuche zu folgenden Sätzen:

1. So oft eine brennende Farbe (z. B. Gelb von *Ranunculus*, orange von *Calendula*, feuerrot von *Tropaeolum*, scharlachrot von *Papaver Rhoeas*, *Canna* u. a.) neben einer Bienenblumenfarbe zum Vergleich auslag, wurde letztere viel häufiger besucht als erstere.
2. Von allen Bienenblumenfarben ist grelles Gelb der Honigbiene am wenigsten angenehm.
3. Gelblichweiſs und Weiſs werden von der Honigbiene mindestens eben so gern oder sogar noch lieber besucht als manche Schattierungen von Purpur, aber weniger gern als Blau und Violett.
4. Blau wird von der Honigbiene dem Rot der Bienenblumen, je nach den zum Vergleich kommenden Schattierungen entweder vorgezogen oder gleichgesetzt.

5. Ein reines gesättigtes Blau übertrifft in seiner Wirkung auf die Honigbiene auch Violett.
6. Violett übertrifft in seiner Wirkung auf die Bienen alle zum Vergleich benutzten Blumenfarben mit Ausnahme von Blau.

Hiernach werden die Farben von der Honigbiene in der Reihenfolge: Gesättigt Blau, Violett, Blau, Rot, Weifs und Gelblich, Purpurn, Brennendrot und Brennendgelb aufgesucht, womit die statistisch nachweisbare Auslese der Blumenfarben im Allgemeinen*) übereinstimmt. Über die Qualität der Farbenempfindung, wie z. B. über die Frage, ob das Bienenauge die verschiedenen Partien des Spektrums etwa so wie das Auge eines total Farbenblinden nur in verschiedenen Abstufungen von Hell und Dunkel**) erblickt, wird durch die angeführten Versuche selbstverständlich nichts entschieden.

Auf den Sitz der Geruchs- und Geschmacksorgane, sowie die Funktion derselben ist hier nicht einzugehen (vgl. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten p. 433 ff.; 443 ff.). Nur mögen die Versuche von Forel (Beiträge zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitt. d. Münchener Entomol. Ver. 1878) erwähnt werden, der einer Anzahl blumenbesuchender Hummeln teils die Fühler teils auch den ganzen Vorderkopf bis zu den Netzaugen nebst den Mundteilen abschnitt; trotz dieser Verstümmelung fuhren mehrere Individuen in ihren Blumenbesuchen fort und flogen mit Sicherheit von Blüte zu Blüte. Die Versuche beweisen, dass die Hummeln die Blüten aus einer gewissen Entfernung wahrnehmen, ohne dabei durch den Geruchsinn geleitet zu werden. Wurden dagegen einer Hummel die Netzaugen mit einem undurchsichtigen Lack überzogen, so war sie zum Blumenbesuch unfähig, fiel häufig zu Boden und stieg zuletzt senkrecht in den freien Himmelsraum auf (ähnlich auch Fliegen, *Plusia gamma* u. a.).

Eine für die Bestäubung der Blumen wichtige Gewohnheit der Apiden ist ihre Blumenstetigkeit, in der sie allen übrigen

*) Auch nach meinen an Pflanzen des Berliner Botanischen Gartens angestellten Zählungen bevorzugte die Honigbiene die dunkleren Farben vor den helleren, jedoch bei weitem nicht in dem Grade wie längerrüsslige Apiden (a. a. O. p. 12 des Separ.).

**) Vgl. H. Ebbinghaus. Theorie des Farbensinnes, Hamburg und Leipzig 1893, p. 2.

Insekten voranstehen. Zwar erscheinen die Blumenbesuche der Bienenmännchen, die nur ihrem eigenen Nahrungsbedürfnis zu genügen haben, ziemlich regellos; aber die pollensammelnden Weibchen und Arbeiter pflegen sich wenigstens individuell an dieselbe Blumenart zu halten. Specielle Beobachtungen darüber sind von Powell (Constancy of Insects in visiting Flowers. Nature XXIV. 1880), Bennett (On the Constancy of Insects in their Visits to Flowers. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XVII. 1883), Christy (On the methodic Habits of Insects when visiting Flowers Ibid.) u. a. angestellt worden; letzterer nimmt an, dass die Bienen bei jedem neuen Ausflug vom Nest stets nur eine Blumenart ausbeuten. Auch die Untersuchung des auf dem Sammelapparat angehäuften Pollens lässt in der Regel die Gleichartigkeit desselben erkennen. Jedoch enthalten die Besuchslisten H. Müllers auch manchen Fall, in welchem ein Wechsel der besuchten Blumenart beobachtet wurde. Nahverwandte und in der Blumenausrüstung sehr ähnliche, nebeneinander wachsende Pflanzen, wie z. B. Arten von *Salix, Hieracium, Cirsium* u. a. werden von den Bienen meist promiscue besucht, womit die Häufigkeit von Bastardierungen bei den genannten Gattungen zusammenhängt. Strenge Gewöhnung an einzelne bestimmte Pflanzenarten liegt offenbar bei vielen selteneren Bienenarten vor, so dass die Sammler auf den Flugplätzen solcher Species zuvörderst deren Lieblingsblumen ins Auge zu fassen pflegen.

B. *Crabroniden* (Grabwespen), *Vespiden* (Faltenwespen) und sonstige Hymenopteren. Den *Crabroniden* fehlt zwar ein Pollensammelapparat, sie gehen jedoch im vollkommenen Zustande ausschliefslich der Blumennahrung nach, indem sie Honig lecken oder (nach Müller) auch Pollen verzehren. Abgesehen von Schmarotzerformen tragen sie als Larvenfutter durch einen Stich gelähmte oder getötete Insekten ein. Von Blumen bevorzugen sie entsprechend der Kürze ihrer Saugorgane Umbelliferen und ähnliche Formen mit flachliegendem Honig; jedoch lassen einige Gattungen wie z. B. *Ammophila* in der Ausrüstung ihres Mundes (Umklappung der Zunge nach unten) bereits Schritte zu höherer Blumenanpassung erkennen.

Die *Vespiden* zerfallen ihrer Ernährung im vollkommenen Zustande nach in zwei Gruppen, von denen die eine mit den Gattungen *Vespa* und *Polistes* nur gelegentlich Blumennahrung, daneben aber auch andere Stoffe wie Früchte, Fleisch, Weich-

teile erbeuteter Gliedertiere u. a. geniefst, die zweite Gruppe mit den Gattungen *Eumenes, Odynerus, Pterocheilus* u. a. in der Imagoform ausschliefslich von Blumenstoffen lebt. Bei letzterer Gruppe macht sich auch eine deutliche Verschmälerung und Verlängerung der Zunge sowie der Lippentaster geltend. Die den Vespiden nach Müller angepassten Wespenblumen (wie *Epipactis, Scrophularia* u. a.) werden auch von zahlreichen kurzrüssligen Insekten anderer Ordnungen besucht und können daher mit den Kategorien der Bienen- oder Falterblumen nicht auf gleiche Stufe gestellt werden. Die Vespiden suchen Blumen mit flachliegendem Honig naturgemäfs in viel stärkerem Verhältnis auf als Bienenblumen. Als Blumenbestäuber spielen unter den übrigen Hymenopteren besonders gewisse Formen der *Chalcidier*, nämlich die feigenbewohnenden *Agaoniden*, — so vor allem *Blastophaga grossorum* Grav. in Ficus Carica und anderen Arten von Ficus, *Sycophaga Sycomori* Hass. in Sykomoren u. a. — eine eigenartige Rolle. Über die letzteren Species hat P. Mayer (Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten. Mitt. aus d. Zool. Stat. Neapel. III. Bd. p. 551 bis 588) eine ausgezeichnete Darstellung gegeben; sonstige in Feigen vorkommende, echte Gallenerzeuger, Parasiten und gelegentliche Einwohner wurden von G. Mayr („Feigeninsekten" in Verh. d. K. K. Zool. Bot. Gesellsch. Wien 1885) zusammengestellt und in systematischer Hinsicht beschrieben. Die Rolle der Feigengallwespen bei der Bestäubung von Ficus ist bereits auf S. 298 geschildert.

Unter den metallglänzenden, hartschaligen *Chrysididen* (Goldwespen), die in vollkommenem Zustande an Blumen lecken und als Larven durchweg ein Schmarotzerleben führen, kommt eine ausgesprochene Blumenausrüstung bei der Gattung *Parnopes* vor, die ein langes, unter die Brust geschlagenes Saugorgan besitzt. Die übrigen einheimischen Arten der Goldwespen, sowie auch die der Schlupfwespen (*Ichneumoniden*) und Blattwespen (*Tenthrediniden*) haben keine wesentliche blütenbiologische Bedeutung, obwohl sie häufig genug an Blüten angetroffen werden. Dagegen sind die Ameisen (*Formiciden*), deren Arbeiter zu Fufs in die Blüten eindringen, gern vom Honig derselben naschen und durch stundenlanges Verweilen in den Blüten dieselben schädigen, eine sehr blumenfeindliche Gruppe, gegen welche die Pflanzen zahlreiche Schutzmittel und Sperrvorkehrungen teils in den Blüten selbst, teils in deren Umgebung zur Ausbildung gebracht haben (vgl. p. 353 ff.).

Über die allmähliche Ausbildung und Steigerung der Blumen-

thätigkeit bei den Hymenopteren hat H. Müller (Die Entwickelung der Blumenthätigkeit der Insekten. Kosmos V. p. 258 ff.) die Vorstellung zu begründen versucht, dass zunächst die Gewohnheiten gesteigerter Bewegung und des Hineinkriechens in Schlupfwinkel bei den Ichneumoniden erworben und dann von höhlengrabenden Crabroniden weiter ausgebildet seien. Von grabwespenähnlichen Stammformen hätten sich dann die Ameisen, Vespiden und Blumenwespen nach verschiedenen Seiten abgezweigt, wobei für letztere der Übergang zu ausschliefslicher Blumennahrung der Larven ein Moment ergab, das die Neigung und Befähigung zur Ausbeutung immer tieferer Honigquellen und eine dementsprechende Steigerung der Rüssellänge notwendig herbeiführen musste.

II. Lepidopteren (Schmetterlinge).

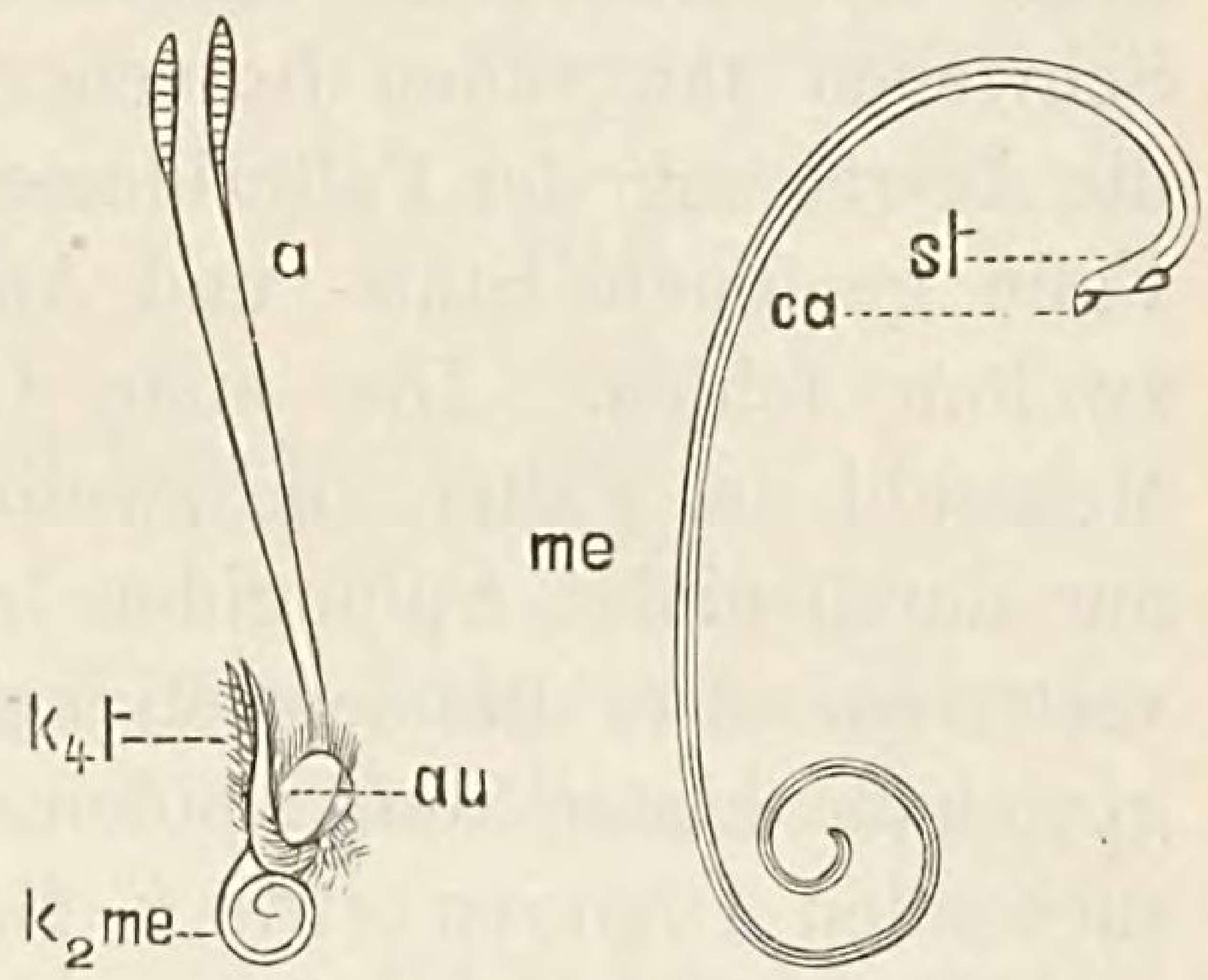


Fig. 49.
Rüssel eines Tagfalters (*Vanessa antiopa*) nach Kolbe.
Links: Kopf mit eingerolltem Rüssel, k_4t Taster der Unterlippe, *au* Seitenauge, *a* Fühler. — Rechts: Eine der beiden Rüsselhälften bildender Unterkiefer (Maxille) stärker vergröfsert; *st* Stamm, *me* verlängerte Aufsenlade, *ca* Angel.

Die Falter nehmen nach ihrer Körperausrüstung, wie besonders der Ausbildung der Mundteile, eine entschieden hohe Stellung unter den blumenbesuchenden Insekten ein. Ihr aus zwei zusammengelegten Rinnen (den Unterkieferladen) gebildetes, dünnes infolge seiner Elasticität spiralig einrollbares und durch Muskelkraft streckbares Saugrohr (vgl. Fig. 49) ist befähigt, den Blumenhonig sowohl aus flachen als auch eng- und tiefröhrigen Blumen zu entnehmen. Aufserdem können sie mit starren Spitzen des Rüssels saftreiches Gewebe aufritzen, sodass sie auch an Pollenblumen nicht immer ausbeuteleer bleiben. Der Rüssel schwankt innerhalb der verschiedenen Familien und Gattungen vielfach zwischen ganz rudimentärer Ausbildung und starker Verlängerung. Im allgemeinen sind unter den einheimischen blumenbesuchenden Arten die *Bombyciden, Pyraliden, Zygaeniden*, unter den Tagfaltern die *Lycaeniden* und *Melitaea*-Arten am kurzrüssligsten (Rüssellänge 1 bis 12 mm); gröfsere Rüssellängen werden von manchen Eulen*) (bis 16 mm), von

*) Mehrere Noctuiden und andere zu den Nachtfaltern gehörige Schmetterlinge schwärmen auch bei hellem Sonnenschein am Tage.

Satyriden (bis 14 mm), *Argynnis*-Arten, *Pieriden*, *Vanessa* (bis 16 oder 17 mm) und von *Papilioniden* (bis 20 mm) erreicht. Die längsten Rüssel entwickeln schliefslich einige *Sphingiden*, wie *Sphinx ligustri* mit 37—42 mm langem und *Sphinx Convolvuli* mit 70—80 mm langem Saugorgan. Bei ausländischen Arten kommen noch viel beträchtlichere Längen vor, wie z. B. bei dem von Fr. Müller in Südbrasilien beobachteten *Macrosilia Cluentius* eine solche von 250 mm (vgl. Nature 1878. No. 429).

Nach der Art ihrer Blumenthätigkeit zerfallen die Schmetterlinge zunächst in die beiden Gruppen der im Sitzen und der im Schweben saugenden Besucher — ein Unterschied, der auch für die Ausrüstung der Falterblumen von Bedeutung ist, da im ersteren Falle geeignete Stütz- und Anflugstellen vorhanden sind, die im zweiten fehlen. Die erste Gruppe umfasst die überwiegende Mehrzahl der Falter, die zweite wird in der einheimischen Fauna nur durch einige Sphingiden (Arten von *Macroglossa* und *Sphinx*) vertreten. Der Blumenstetigkeit nach stehen die Falter im allgemeinen hinter den Apiden, sowie selbst gewissen blumenbesuchenden Dipteren (wie z. B. *Bombylius*) zurück und wechseln bei ihren Besuchen nicht selten die Blumenart in sprunghafter Weise; eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung wieder nur die durch ihr aufserordentliches Flugvermögen ausgezeichneten *Sphingiden*. So besuchte nach H. Müller ein Exemplar des Taubenschwanzes (*Macroglossa stellatarum*) 108 Blüten von *Viola calcarata* in ca. 4 Minuten, ein anderes 194 Blüten in $6^3/_4$ Minuten, wobei jeder Besuch Bestäubungserfolg hatte — eine Leistungsfähigkeit, die kaum von einer langrüssligen Apide erreicht wird. Auch sichert nur die vollkommene Gleichmäfsigkeit der mit dem Saugakt zusammenhängenden Bewegungen, wie sie den Schwärmern eigentümlich ist, eine normale Übertragung des am Rüssel oder anderen Körperteilen haftenden Pollens von Blüte zu Blüte und damit den Befruchtungserfolg. Andere Falter pflegen beim Sitzen an Blumen vielfach den Rüssel so in die Honigröhre einzuführen, dass er die Antheren nicht berührt und eine Bestäubung nicht eintreten kann; nur speziell für den Falterbesuch eingerichtete Blumenformen machen in dieser Beziehung eine Ausnahme. Diese Verhältnisse spiegeln sich auch in der Blumenauswahl der Falter, von denen die gröfsere Mehrzahl (abgesehen von Sphingiden) ihren Haupttummelplatz auf Blumengesellschaften mit dichtstehenden, im Sitzen bequem hintereinander auszubeutenden

engen Honigröhren findet. Jedoch ändern sich diese Verhältnisse je nach Florengebieten, und schon in den Alpen, die sich vor dem Tieflande durch Falterreichtum auszeichnen, nimmt nach Müller die Zahl der Falterbesuche auch an Bienenblumen in statistisch sehr merklichem Grade zu. An den Besuchen der Falterblumen haben die Schmetterlinge naturgemäfs gröfseren Anteil als jede andere Insektengruppe. Es erhellt dies z. B. aus folgenden Angaben Müllers (Alpenbl. Tab. VI. p. 509).

	Von je 100 verschiedenartig. Insektenbesuchen an Falterblumen kommen auf
Falter	76,6 Besuche
Langrüsslige Bienen	10,5 „
Dipteren	6,5 „
Sonstige Insekten (aufser kurzrüssl. Bienen)	4,5 „
Kurzrüsslige Bienen	1,9 „

Über den Gesamtbesuch der Falter (2086 Besuche von 226 Arten) in den Alpen giebt Müller folgende Zusammenstellung (a. a. O., Tab. X., p. 523):

	Von 100 verschiedenartigen Blumenbesuchen der Falter kommen auf
Blumengesellschaften	42,7 Besuche
Bienen- und Hummelblumen	15,7 „
Falterblumen	14,7 „
Blumen mit völlig geborgenem Honig	13,4 „
„ mit teilweise geborgenem Honig	7,7 „
„ mit offenem Honig	4,3 „
Windblüten und Pollenblumen	1,3 „

Ein blumentüchtiger Schwärmer wie *Macroglossa stellatarum* trifft dagegen folgende Auswahl:

	Unter 100 Besuchen fanden statt
an Falterblumen	47,0 Besuche
„ Hummelblumen	29,9 „
„ Bienenblumen	17,6 „
„ Blumengesellschaften	5,9 „

Unter den Blumenfarben bevorzugen die Schmetterlinge ebenso wie die Apiden die roten, blauen und violetten Blumen. Eine besondere Vorliebe scheinen sie nach Müller für diejenige Farbe zu haben, die ihrer eigenen Schmuckfärbung entspricht. So fand

er in den Alpen die orangegelben Blütenköpfe von *Arnica*, *Senecio Doronicum* und die orangeroten von *Crepis aurea*, *Senecio abrotanifolius* und *Hieracium aurantiacum* von gelbrotgefärbten *Argynnis*- und *Melitaea*-Arten förmlich belagert, dgl. die Blüten von *Lilium bulbiferum* von feuerroten *Polyommatus*-Arten, die blauen *Phyteuma*köpfe von Bläulingen (*Lycaena*) u. a. Ähnliches berichtet Fr. Müller (Kosmos V., p. 62) von brasilianischen Gelblingen (*Callidryas*), die vorzugsweise gelbe oder rote Blumen besuchen. Tagfalterblumen besitzen im Allgemeinen lebhafte Farben, Nachtfalterblumen dagegen weifse, gelbweifse oder trüb gefärbte Kronen. Falterblumen, die sowohl von Tag- als Nachtschmetterlingen gekreuzt werden wie z. B. *Gymnadenia conopea* und *Daphne striata* schwanken bisweilen zwischen Rosenrot und Weifs; *Crocus vernus* zeigt je nach lokalen Umständen Schwankungen in der Blumenfarbe zwischen Violett und Weifs oder (wie im Val Camonica nach Ricca) zwischen Rosenrot und Weifs. Ein ausgeprägter Farbensinn bei Schmetterlingen lässt sich aus Angaben von Delpino, Burton u. a. (Vgl. Bot. Jahrb. 1877, p. 755) schliefsen, die Exemplare des Taubenschwanzes vor gemalten oder künstlichen Blumen schweben und daran vergebliche Saugversuche machen sahen. Noch höher scheint übrigens der Geruchssinn entwickelt zu sein, da z. B. männliche Nachtschmetterlinge (wie *Saturnia*) auf weite Entfernungen hin durch eben ausgeschlüpfte, in einer Schachtel oder im verschlossenen Zimmer eingesperrte Weibchen angelockt wurden (nach Forel). Auch das verbreitete Vorkommen der als Geschlechtsreiz wirkenden Duftschuppen bei männlichen Schmetterlingen (vgl. Kolbe a. a. O., p. 614—619) deutet auf eine hohe Ausbildung des Riechvermögens, das übrigens experimentell z. B. von Balbiani an Seidenspinnern näher geprüft worden ist. Die hervorragenden Gerüche vieler Nachtblumen hängen offenbar mit der Anlockung von Dämmerungs- und Nachtschmetterlingen zusammen. Über sonstige blütenbiologische Beziehungen zwischen Faltern und Blumen liegen einige Mitteilungen von B. White (Botan. Jahresb. 1873, p. 377) vor, nach denen die Arten der Noctuidengattung *Dianthoecia* vorzugsweise diejenigen Species von *Lychnis* und *Silene* befruchten sollen, in deren Fruchtknoten die Raupen genannter Falter leben. White nimmt auch eine gegenseitige Abhängigkeit in der geographischen Verbreitung von *Sphinx Convolvuli* und *Convolvulus sepium* an, die beide in Schottland ihre Polargrenze erreichen und in Island

fehlen. Hierbei ist jedoch wohl eher die Verbreitung der Futterpflanze der Raupe als das Nahrungsbedürfnis des Falters maſsgebend. Der einzig dastehenden Umbildung der Kiefertaster zu einem pollensammelnden Organ bei den Arten der nordamerikanischen Gattung *Pronuba* unter den Tineinen wurde bereits an früherer Stelle gedacht (p. 371, 372).

III. Dipteren (Zweiflügler).

Von Zweiflüglern haben zwar viele Familien Anteil an den Blumenbesuchen, jedoch lassen nur wenige Gruppen entschieden mit dem Blumenleben zusammenhängende Umformungen über die der ganzen Ordnung gemeinsame Körperorganisation hinaus erkennen. Ihr Saugapparat*) (s. Figur 50), der im Wesentlichen aus zwei halbrinnenförmigen Stücken (der dorsalen Oberlippe und dem ventralen Hypopharynx) in Verbindung mit der futteralartigen, rüsselförmigen Unterlippe besteht, ist ein höchst leistungsfähiges Organ, das sich den verschiedensten Funktionen wie Saugen, Lecken, Stechen u. a. anpassen kann. Von blutsaugenden oder Fäulnisstoffe aufleckenden Formen führen Übergänge zu solchen, die mehr oder weniger ausschlieſslich von Blumennahrung leben. Manche Gruppen wie die *Syrphiden*, *Stratiomyiden* und viele *Musciden* saugen nicht bloſs Nektar, sondern vermögen auch Pollen zu fressen. Als Blumenbesucher stehen die *Konopiden* mit stark verlängertem, nach unten gerichtetem Rüssel und einige *Bombyliden* (*Bombylius*, *Systoechus*, *Dischistus*) mit stets nach vorn gerichtetem, bis 12 mm langem, borstenförmigem Saugorgan obenan. Letztere haben ähnlich wie die Sphingiden die

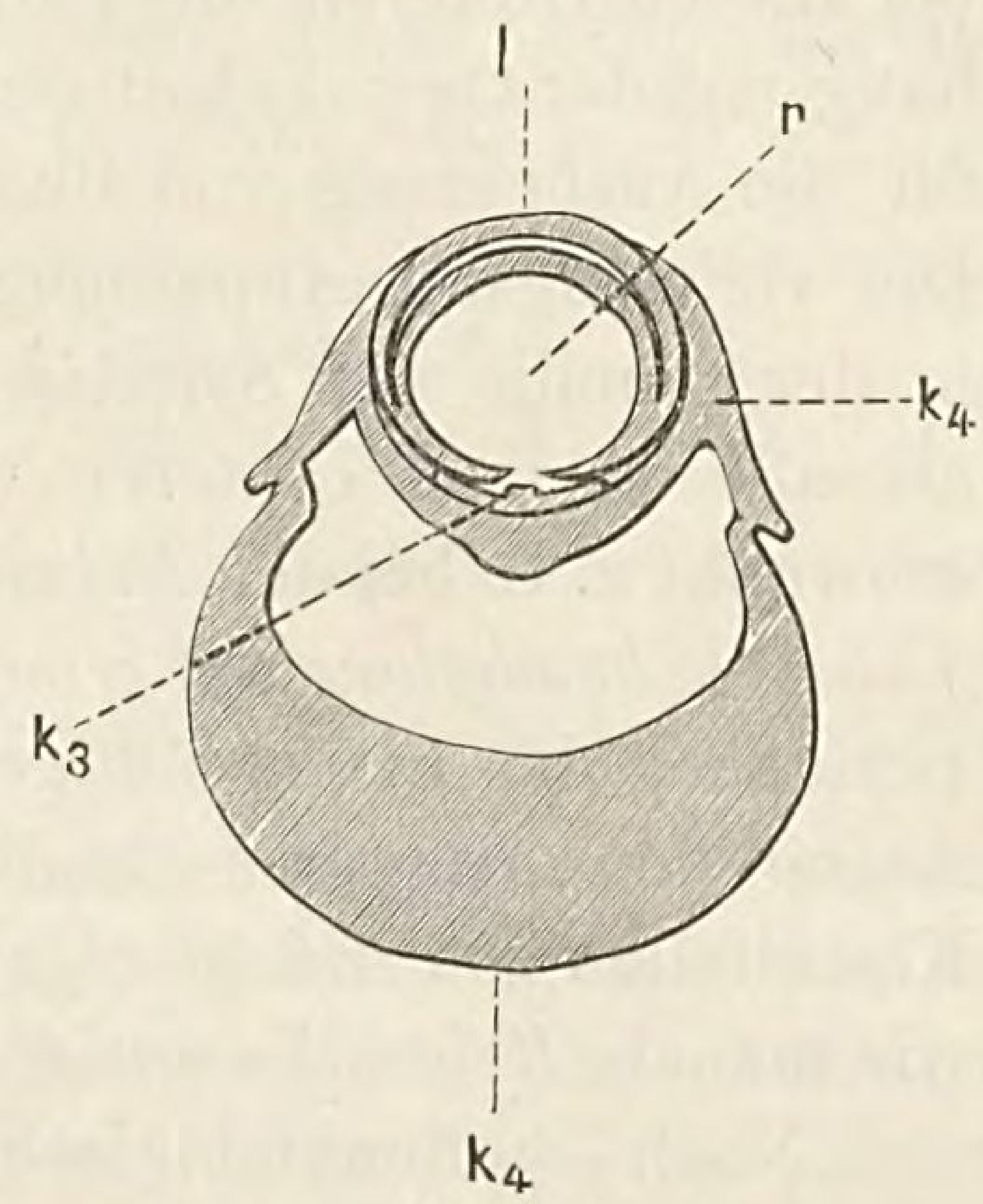


Fig. 50.
Querschnitt durch einen Fliegenrüssel (*Melophagus*) nach Kräpelin.
l Oberlippe, k_3 Innenlippe, k_4 Unterlippe, *r* Saugrohr.

*) Über den Bau und die Funktion der Dipterenmundteile haben besonders die Arbeiten von Kräpelin: Zur Anatomie und Physiologie des Rüssels von Musca. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 39. p. 683—719; Becher, Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denksch. d. K. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. XIV, 1882; H. Hansen: Fabrica oris Dipterorum. Naturh. Tidsk. 14. Bd., p. 1—186 u. a. neue Aufschlüsse gebracht.

Gewohnheit angenommen bei raschem, gewandtem Fluge im Schweben zu saugen und zeichnen sich vor den meisten anderen Dipteren durch Blumenstetigkeit aus. Innerhalb der umfangreichen Familie der *Musciden* wechselt die Lebensweise mannigfach, und viele Arten sind auch Blumenbesucher (wie *Onesia*, *Graphomyia*, *Aricia*, *Spilogaster*, *Anthomyia* u. a.) Zu letzteren gehören ferner die Gattungen *Rhamphomyia* und *Empis*, bei der aber die Weibchen eine räuberische Lebensweise führen und andere Insekten überfallen. Auch die Weibchen der *Tabaniden* sind gierige Blutsauger, während die Männchen der Blumennahrung nachgehen. Nach H. Müller ist wahrscheinlich bei diesen Dipteren die Verlängerung der Mundteile in Zusammenhang mit der Gewohnheit des Blutsaugens erworben und erst später für die Ausbeutung von Blumen zur Anwendung gebracht worden. Die vielseitigsten Anpassungen an das Blumenleben begegnen uns in der Familie der *Syrphiden*, die für die Bestäubung mehr leistet als alle übrigen Dipteren zusammengenommen. Die Rüssellänge schwankt z. B. bei den *Eristalis*-Arten zwischen 4 bis 7 mm, steigt bei *Volucella bombylans* auf 8 mm und erreicht bei *Rhingia rostrata*, dem Bestäuber der fliegenblütigen Form von *Iris Pseudacorus*, 11 mm. Aufser den genannten Familien kommen noch die winzigen, in die Kesselfallen von *Aristolochia* und *Arum* eindringenden *Psychoden*, sowie manche *Tipuliden* und *Kuliciden* als Blumenbestäuber in Betracht.

Nach blütenbiologischen Gesichtspunkten unterscheidet H. Müller in der Ordnung der Dipteren zwei grofse Gruppen, von denen die erstere alle blumentüchtigeren Formen wie *Bombyliden*, *Konopiden*, *Empis*, *Rhamphomyia* und *Syrphiden*, die zweite die übrigen Zweiflügler umfasst. Diese Unterscheidung rechtfertigt sich durch die statistischen Zählungen, über welche folgende Tabelle Müller's (Alpenblumen, Tab. VIII., p. 516) Auskunft giebt.

	Von 100 verschiedenartigen Blumenbesuchen kommen auf						
	W u. P*)	A	AB	B	B¹	H	F
Bombyliden (11 Arten)	—	—	12,5	44,9	6,2	9,4	25,0
Konopiden (6 Arten)	—	—	22,2	33,3	44,4	—	—
Empis, Rhamphomyia	1,8	17,7	20,3	18,6	38,0	1,8	1,8
Syrphiden (107 Arten)	3,5	13,1	26,0	21,2	32,2	3,5	1,9
Tabaniden (7 Arten)	—	87,5	—	6,2	6,2	—	—
Stratiomyiden (6 Arten) . . .	—	40,2	13,3	26,6	20,0	—	—
Musciden (161 Arten)	3.6	32,4	25,9	15,5	21,5	0,7	0,3

*) Die hier benutzten Abkürzungen W, P, A u. s. w. sind dieselben wie in früheren Tabellen (vgl. p. 341).

Die Farbenauswahl war bei den genannten Familien folgende:

	Von 100 verschiedenartigen Blumenbesuchen kommen auf hellfarbige Blumen	dunkelfarbige Blumen
Bombyliden	25 Besuche	75 Besuche
Konopiden	55,5 „	44,4 „
Empis, Rhamphomyia . . .	69,9 „	30,1 „
Syrphiden	69,7 „	29,3 „
Tabaniden	100,0 „	— „
Stratiomyiden	60,0 „	40,0 „
Musciden	85,9 „	14,1 „

Die Vergleichung sämtlicher in den Alpen beobachteten Dipterenbesuche zeigt folgendes (a. a. O. Tab. VII. p. 512):

	Von 100 verschiedenartigen Blumenbesuchen kommen auf W u. P	A	AB	B	B[1]	H	F
Weniger blumentüchtige Dipteren (1022 Besuche) . . .	3,2	36,4	23,9	15,6	19,9	0,6	0,3
Blumentüchtigere Dipteren (534 Besuche)	3,1	13,1	23,5	21,5	32,6	3,5	2,7

Die Zunahme der Besuche der blumentüchtigeren Dipteren an Blumen mit völlig geborgenem Honig und Blumengesellschaften ist auch in diesem Falle vollkommen nachweisbar. Am schärfsten tritt dies an den Blumenbesuchen der langrüssligen Syrphiden (*Volucella* und *Rhingia*) hervor, unter denen die Besuche an Blumen mit völlig geborgenem Honig und Blumengesellschaften 78,9 pCt. der Gesamtzahl ausmachen.

Unter den dem Fliegenbesuch vorzugsweise angepassten Blumenformen hat Müller die Kategorien der aasduftenden Ekelblumen (*Asarum europaeum,* ausländische *Aristolochien, Rafflesiaceen* und *Stapelia*-Arten), die durch tropfenähnliche Scheinnektarien ausgezeichneten Täuschblumen (*Ophrys muscifera, Parnassia palustris*), die den Besucher in ein durch Haarreusen verschliefsbares Gefängnis lockenden Kesselfallenblumen (*Arum maculatum, Aristolochia Clematitis, Pinguicula alpina*), die ihn durch Klemmmechanismen fesselnden und mit Pollen behaftenden Klemmfallenblumen (*Asclepias syriaca, Apocynum androsaemifolium*), endlich die echten Fliegenblumen (*Veronica Chamaedrys, Tozzia alpina, Viola biflora, Circaea*-Arten) unterschieden, deren Mechanismus nur durch geübte Blumengäste wie Schwebfliegen in einer für Insekt und Blume vorteilhaften Weise

in Funktion gesetzt werden kann. Hieran schliefsen sich aufserdem einige Blumen mit offenliegendem Honig, deren Blumenblätter durch zierliche Sprenkelflecke ausgezeichnet sind (*Saxifraga rotundifolia, stellaris* und andere *Saxifraga*-Arten) und eine Reihe von Blumen mit trübgelber, grünlicher oder gelber Färbung und unangenehmem Geruch (*Ruta graveolens, Evonymus* u. a.), die Übergänge zu Ekelblumen darstellen. Eine Übergangsform zwischen einer Ekel- und einer Täuschblume stellt *Paris* dar; zwischen einer Ekel- und einer Kesselfallenblume bildet *Arum maculatum* eine Zwischenstufe u. a. Besonders charakteristisch für die Ausrüstung der Fliegenblumen ist die Thatsache, dass es die Mehrzahl derselben entweder auf einen mechanischen Zwang (Klemm- und Kesselfallenblumen) oder auf eine Täuschung der Besucher (Ekel- und Täuschblumen) abgesehen hat. Die Anpassung spekuliert hier gewissermafsen auf die Dummheit der Blumengäste. Da aber die genannten Einrichtungen ebensogut wie auf Fliegen, auch auf andere blumenuntüchtige Insekten anderer Ordnungen angewendet werden, erscheint eine Parallelstellung der Fliegenblumen mit streng specialisierten Bienen- und Falterblumen, sowie auch der Fliegen selbst mit hochangepassten Bienen und Faltern nicht gerechtfertigt. Abgesehen von *Konopiden, Bombyliden* und *Syrphiden* stehen die Zweiflügler der Blumenthätigkeit und den Blumenleistungen nach entschieden noch hinter den Faltern zurück.

IV. Koleopteren (Käfer).*)

Im Gegensatz zu dem unsteten Wesen vieler blumenbesuchenden Fliegen steht die Sesshaftigkeit der anthophilen Käfer, die bisweilen stundenlang in einer und derselben Blüte verharren und oft nur ihrer Liebeswerbungen wegen von Blume zu Blume schwärmen. Der Besitz beifsender Mundteile befähigt sie aufserdem zu mehr oder weniger tiefgreifenden Blumenverwüstungen, denen sie auch dann nicht völlig entsagen, wenn sie ein aus-

*) Aufser Käfern, Zweiflüglern, Faltern und Hautflüglern werden auf Blumen gelegentlich auch Hemipteren (wie z. B. Arten von *Anthocoris* u. a.), Neuropteren (*Panorpa*) u. a. beim Honigsaugen angetroffen, ohne dass diesen Besuchen eine blütenbiologische Bedeutung beizulegen ist. Von Orthopteren sind die Arten von *Forficula*, von Thysanopteren die Blasenfüfse (*Thrips*) als blumenschädlich bekannt; letztere sollen nach Darwin bisweilen auch pollenübertragend wirken.

schliefsliches Blumenleben führen. Mit letzterem entwickeln sich aber auch bei einer Reihe von Käfern Körpereinrichtungen, die eine leichtere Gewinnung des Blumenhonigs ermöglichen; so zunächst unter den Bockkäfern bei den *Lepturiden* (*Clytus, Pachyta, Strangalia, Leptura, Grammoptera* u. a.), die sich durch verschmälertes Halsschild, verlängerten Kopf und bebartete Maxillarladen auszeichnen. Ähnliche Anpassungen lassen sich auch bei den schmalleibigen *Oedemeriden*, manchen *Kanthariden* (*Cerocoma, Mylabris*) und *Lyciden* (*Dictyopterus*) nachweisen. Ein ausschliefsliches Blumenleben führen ferner von *Melyriden* Arten von *Malachius, Anthocomus, Dasytes*, von *Cisteliden Cistela*, von *Mordelliden Mordella* und *Anaspis*, von *Buprestiden Anthaxia*, ebenso die winzig kleinen *Phalacriden* (*Phalacrus, Olibrus*) und *Nitiduliden* (*Meligethes* u. a.). Letztere Käfer sind durch ihre Kleinheit befähigt, auch in tiefröhrige Blumen hinein zu kriechen und daselbst Blumennektar zu naschen, ohne als Entgelt dafür der sie speisenden Blume Bestäubungsdienste zu leisten. Räuberische Käfer, wie *Cleriden* (*Clerus, Trichodes*), *Koccinelliden*, manche *Staphyliniden* gehen auf den Blüten anderen blumenbesuchenden Insekten nach, lecken aber gelegentlich Blumenhonig oder fressen Pollen. Auch von Käferfamilien, deren Arten vorzugsweise als Vertilger abgestorbener, organischer Stoffe oder als Holzfresser bekannt sind, wie den *Dermestiden* und *Ptiniden*, treten einzelne Formen, wie z. B. *Anthrenus Scrophulariae* als regelmäfsige Blumeninsassen auf. Als blumenfeindlich sind besonders wegen ihrer Larven die *Chrysomeliden*, manche den Fruchtknoten der Blüten anstechende Rüsselkäfer, die Blütenteile verzehrenden und honiglüsternen *Cetoniiden* (*Cetonia* u. a.) zu betrachten; unter letzteren giebt es jedoch auch Formen, die wie *Trichius* eine auffallende Verlängerung und Bebartung der Maxillarladen erworben haben. Das Gesamtverhalten der anthophilen Käfer zu den Blumen fasst H. Müller (Befr. p. 33) mit folgenden Worten zusammen: „Wir sehen, dass von den verschiedensten Käferfamilien, welche der mannigfachsten Nahrung nachgingen, einzelne Arten erst an teilweise, dann an ausschliefsliche Blumennahrung sich gewöhnt haben, und dass alsdann zu ausgiebigerer Nahrungsgewinnung nützliche Abänderungen durch natürliche Auslese erhalten worden sind. Der Übergang zur Blumennahrung muss bei den einen in früheren, bei den anderen in späteren Zeitepochen erfolgt sein; denn die einen haben Zeit gehabt, durch Anpassungen an dieselbe und

Divergenz dieser Anpassungen zu Gattungen und Familien heranzuwachsen, die anderen bestehen noch als blumenliebende Arten neben Geschwisterarten, welche die Blumennahrung verschmähen.“ Selbst die von den *Lepturiden* erreichte Stufe der Blumenanpassung erscheint keineswegs als eine hohe. Nur einige ausländische Käfer, wie z. B. die von Fritz Müller in Südbrasilien auf Winden gefundene und von H. Müller (Kosmos VI. p. 302—304) beschriebene *Nemognatha* mit rüsselartig verlängerten, aber nicht einrollbaren Kieferladen von ca. 12 mm Länge, besitzen eine Ausbildung der Mundteile, die aufsergewöhnliche Leichtigkeit der Blumenausbeutung andeutet.

Über die Blumenauswahl der alpinen Käfer macht Müller (Alpenbl. Tab. VII, p. 512) folgende Angaben:

	Unter 100 verschiedenartigen Blumenbesuchen kommen auf						
	W u. P	A	AB	B	B¹	H	F
Besuche von Käfern überhaupt	5,3	28,0	15,4	10,4	28,2	7,4	4,4
Davon für die Blumen erfolglos oder schädlich .	1,2	1,5	0,6	1,8	1,2	6,1	4,4

Die Bevorzugung der Blumen mit flachgeborgenem Honig, wie auch der Blumengesellschaften im Gegensatz zu den Hummel- und Falterblumen, tritt deutlich hervor; an letzteren wirkt der Besuch der Käfer vorwiegend nur schädlich oder ist wenigstens für die Bestäubung erfolglos. Letzteres findet zweifellos in zahlreichen anderen Fällen statt, wenn auch der Beobachter darüber ein sicheres Urteil nicht immer abzugeben vermag. Dass andrerseits Käfer thatsächlich als Blumenbestäuber eine Rolle spielen, geht aus Beobachtungen z. B. an *Listera ovata* hervor, unter deren Besuchern neben Schlupfwespen Müller (Befr., p. 79) auch eine *Lepturide* (*Grammoptera*) mit Pollinien an der Stirn antraf. Da infolge der Blütenkonstruktion genannter Pflanze der Käfer beim Auslecken der Honigrinne einer demnächst besuchten Blüte mit den Pollinien an die Narbe stofsen muss, so ist in diesem Falle der Bestäubungserfolg gesichert. Es liegt hier in der Ankittung der Pollinien ein ähnlicher mechanischer Zwang vor, wie er in den Klemm- und Gefängnis-Einrichtungen der Fliegenblumen auf solche Besucher ausgeübt wird, deren körperliche Ausrüstung und Blumengeschicklichkeit nicht weiter in Betracht kommen. Es zeigt dies Beispiel zugleich deutlich den Unterschied, der zwischen den

höheren und niederen Stufen der Insekten- und Blumenanpassung durchgreift. Während an Bienen- oder Falterblumen immer nur ein speciell organisiertes Insekt einer bestimmten Familie, Gattung oder selbst einer einzelnen Art einen für beide Teile gleich vorteilhaften Besuch auszuführen vermag, existiert eine solche Verknüpfung auf den unteren Anpassungsstufen nicht: die Anpassung ist sozusagen eine generelle und verbindet nur eine bestimmte Blumeneinrichtung mit einer grofsen Zahl von Insekten aus beliebigen Ordnungen, wobei nicht immer die biologischen Bedürfnisse von Blume und Insekt die gleiche Berücksichtigung finden. Dieser Unterschied ist für die Beurteilung der Anpassungen zwischen Blumen und Insekten von fundamentaler Bedeutung.

Eine schärfere, gegenseitige Abgrenzung der verschiedenen Anpassungsstufen der blumenbesuchenden Insekten im Zusammenhange mit ihrer Blumenauswahl hat H. Müller nicht vorgenommen. Seine Beobachtungslisten enthalten jedoch auch hierfür die thatsächlichen Unterlagen.

4. Blütenbiologische Floristik.

Die sich immer mehr specialisierenden Untersuchungen über die Blumenbesucher einerseits, sowie über die Blumeneinrichtungen andrerseits haben im Laufe der siebziger und achtziger Jahre die Absteckung eines neuen Teilgebiets der Blumenforschung herbeigeführt, das als blütenbiologische Floristik oder Blumengeographie bezeichnet werden kann. Diese hat die Beziehungen zu ermitteln, die in den verschiedenen Florengebieten wie z. B. in der arktischen Region, auf Hochgebirgen, auf oceanischen Inseln, in Tropengebieten u. a. zwischen den Blumeneinrichtungen und den Blumenbestäubern zutage treten. Der Anregungen, die Delpino auf diesem Gebiete gegeben hat, wurde bereits an früherer Stelle (s. p. 284, 85) gedacht. Dieser Forscher ging von der Abhängigkeit gewisser Blumenformen wie z. B. der Schwärmerblumen von den sie bestäubenden *Sphingiden* aus, deren beiderseitige Polargrenzen zusammenfallen, und stellte dann einen Vergleich zwischen den Blumeneinrichtungen Nowaja-Semljas und Spitzbergens an. Er zählte nach den darüber im Jahre 1869 bekannten, floristischen Daten:

	Auf Nowaja-Semlja	Auf Spitzbergen
Dichogame, von Bienen bestäubte Arten	16	2
Dichogame oder homogame, von Bienen oder Fliegen bestäubte Arten	84	63
Windblütige Dichogamen	24	26
	124 Arten	91 Arten

Polwärts macht sich also eine bedeutende Abnahme der bienenblütigen Pflanzen bei gleichzeitiger Zunahme der Anemophilen in Zusammenhang mit der Insektenarmut des arktischen Gebiets geltend. Falterblumen kannte Delpino aus Nowaja-Semlja oder Spitzbergen nicht, weshalb er auf vollständiges Fehlen dieser Insektenordnung in den arktischen Breiten schloss. Später (Rivista botanica dell' anno 1877, p. 13) hat er diesen Irrtum nach Beobachtungen von Kapitän Feilden berichtigt, der im arktischen Amerika noch unter 82° N. Br. eine Zahl blumenbesuchender Falter (Arten von *Colias*, *Argynnis*, *Polyommatus* u. a.) angetroffen hatte. Über die Beziehungen zwischen der Flora oceanischer Inseln und den daselbst einheimischen Insekten machte Wallace (On the peculiar Relations of Plants and Insects as exhibited in Islands. Nature 1876) wertvolle Mitteilungen, in denen er u. a. auf das ausschliefsliche Vorherrschen der Farne in den Floren von Tahiti, Juan Fernandez u. a., sowie die mit der Spärlichkeit der Blütenpflanzen zusammenhängende Armut an Insekten hinwies; auf Neu-Seeland und den Galapagos-Inseln, auf denen das Übergewicht der Farne weniger hervortritt, sind die Blumen nach Wallace in überwiegender Zahl klein und unscheinbar. Auch auf Tristan d'Acunha haben die meisten Pflanzen entsprechend dem Mangel an geflügelten Insekten ungefärbte Blumen. Dasselbe gilt nach Moseley (Journ. Linn. Soc. Bot., Vol. XV) für Kerguelenland, wo nur zwei flügellose Fliegen, zwei Mückenarten, eine fast flügellose Motte und einige wenige Käfer gefunden worden sind und insektenblütige Pflanzen fehlen sollen; eine daselbst einheimische Krucifere (*Pringlea antiscorbutica*) hat kronenlose Windblüten; sie kann jedoch nach Eaton (Proc. Roy. Soc., XXIII, p. 353) auch mit 1 bis 4 blassgrünen oder purpurn überlaufenen Kronblättern auftreten. Ausgedehntere Untersuchungen über die Blumenflora Neu-Seelands im Zusammenhange mit der Insektenfauna stellte G. M. Thomson in der schon früher (p. 375) erwähnten Schrift an. Von 433 untersuchten, neu-seeländischen Blütenpflanzen hat nach Thomson etwa die Hälfte (49 %) unscheinbare Blüten, von

den übrigen sind über 30 % als Einzelblüten, über 21 % als Blumengesellschaften auffällig. Unter den Blumenfarben herrscht Weiſs (33 %) und Gelb (11 %) vor; Rot (5 %), Blau uud Purpurn (zusammen 2,5 %) sind selten; die übrigen Pflanzen (44,5 %) haben unscheinbare Blüten oder sind anemophil. Süſser Blumenduft kommt bei 22 % der Arten, Honiggehalt bei 43 % vor. Auffallend erscheint die groſse Zahl von getrenntgeschlechtigen Species (46 %). Auf Kreuzung durch Insekten sind über 23 % angewiesen, selbstfertil (nach sehr zweifelhafter Schätzung) 48 %, sicher windblütig 29 %. Von den 235 hermaphroditen Arten sind protandrisch 37 %, protogyn 8 %, homogam 55 %. Die Insektenarmut Neu-Seelands ist nach Thomson geringer, als sie Wallace angenommen hat. Von Tagfaltern sind allerdings nur 18 Arten, von Noctuiden aber mehrere hundert Arten bekannt; auch scheinen letzteren gewisse Blumen, wie z. B. die Epacridee *Leucopogon* angepasst zu sein. Von Käfern sind ca. 1300 Arten beschrieben, von denen eine gröſsere Anzahl wie z. B. *Cerambyciden*, *Chrysomeliden*, viele *Kurkulioniden*, alle *Melandryiden*, *Mordelliden*, manche *Dascilliden*, *Buprestiden*, *Elateriden*, *Melolonthiden* u. a. auch an der Bestäubung der Blumen teilnehmen. Von Bienen sind nur 10 Arten bekannt. Die für die Kreuzung der Blumen wichtigste Insektenordnung Neu-Seelands sind die Dipteren, durch die dort manche unansehnliche oder grüne Blumen wie *Tupeia antarctica*, verschiedene Arten von *Pterostylis* ausschlieſslich befruchtet werden. Auſserdem sind Honigvögel an der Bestäubung mehrerer neu-seeländischen Blumen (s. oben p. 367) beteiligt. Das von Wallace gegebene Bild der neu-seeländischen Blumen- und Insektenwelt wird durch diese Angaben Thomson's allerdings sehr wesentlich modificiert. Im Widerspruch mit letzteren nimmt Armstrong (Trans. Proc. New Zealand Instit. 1880, Vol. XIII) bei den zahlreichen *Veronica*-Arten ausschlieſslich Autogamie an, während Thomson an den augenfälligen Blüten z. B. von *V. salicifolia* u. a. zahlreiche Dipteren und Falter beobachtet hatte. Nach Armstrong (Gard. Chron. New Ser., Vol. XX) soll in Neu-Seeland auch der dort kultivierte Klee (*Trifolium pratense*) autogame, selbstfruchtbare Varietäten hervorgebracht haben, da die eingeführte Honigbiene an dieser Pflanze nur Pollen sammelt. Die Einführung langrüssliger Hummeln zur Befruchtung des neu-seeländischen Klees ist schon von Th. Belt (Nature, Vol. XII) empfohlen worden.

Auch deutsche Inselfloren wurden in blütenbiologischer Hin-

sicht näher untersucht. Behrens, der bei einem Aufenthalt auf Spiekeroog (vgl. Flora 1878, p. 224—232) die Blüteneinrichtung von *Cochlearia danica* untersucht hatte, gab in einer späteren Schrift (Biologische Fragmente, Elberfeld 1880) auch ein Bild von den blumenfloristischen Verhältnissen genannter Insel, auf der ihm die Zahl der windblütigen Pflanzen im Verhältnis zu der der insektenblütigen (wenigstens in der Frühlingsflora) auffallend gross erschien. Auch Delpino (Rivista botanica, Milano 1881) wies auf die Bedeutung des Windes für die Bestäubung insektenarmer, insularer Pflanzen hin.

Die Beziehungen der tropischen Flora und Fauna wurden am gründlichsten durch Fritz Müller in Brasilien studiert — Forschungen, die soweit sie das blütenbiologische Gebiet berühren, bereits an früherer Stelle (s. p. 271—74) erörtert sind. Letzteres gilt auch für die Untersuchungen Delpinos über die Bestäubungseinrichtungen tropischer Araceen, Orchideen und anderer Pflanzen aus Tropengebieten (s. p. 181 ff). Von Beobachtern, die mit einzelnen Beiträgen in genannter Richtung thätig waren, sind aufser den schon früher erwähnten noch Balfour, Barber, Boissier, Evans, Faivre, Fitzgerald, Forbes, Greenleaf, Hartog, Haviland, Heckel, Hieronymus, Gibbons Hunt, Kellermann, Irwin Lynch, Moore, Murray, Nicholson, Parish, Rusby, W. G. Smith, Syme, Troop, Lester F. Ward, Mansel Weale, Wright u. a. zu nennen.

Den Mittelpunkt des blumengeographischen Forschungsgebiets bilden naturgemäss Europa und Nordamerika. Durch die Begründung der blumenstatistischen Methode und durch die Herausgabe der Werke über die Befruchtung der Blumen (1873)und Alpenblumen (1880) wurde H. Müller der Hauptbegründer der blütenbiologischen Floristik. Indem er darauf ausging, innerhalb der Flora und Fauna eines bestimmten Gebiets jede einzelne Blumenspecies, wie jede blumenbesuchende Insektenart nach allen der Beobachtung zugänglichen, blütenbiologischen Beziehungen zu untersuchen, hatte er ein unendlich ausgedehntes Arbeitsfeld eröffnet, das auf viele Jahre hinaus nicht erschöpft sein wird. Seine Arbeiten fielen ganz in jene Periode, in der unter Darwin's Führung neue Wege der Blumenforschung eröffnet wurden, und deren Entwickelungsgang in vorliegendem Buche ausführlich geschildert worden ist. Mehr und mehr wuchs der Einfluss der von Darwin und seinen Mitarbeitern ausgehenden Ideen auch auf blütenfloristischem Gebiete.

Die Botaniker aller Länder begannen die Blumenformen gleichsam mit neuen Augen zu betrachten und die Zeitschriften, die früher vorzugsweise mit systematischen und morphologischen Untersuchungen angefüllt waren, brachten eine immer steigende Anzahl von Arbeiten biologischen Inhalts zur Veröffentlichung. Zumal in England zog der Name Darwin's zahlreiche Beobachter, wie A. W. Bennett, T. Belt, G. Bentham, Boulger, Archer Briggs, J. Britten, Burton, Christy, Comber, Dickie, Duncan, Thiselton Dyer, Farrer, Forbes, Hart, Henslow, J. D. Hooker, Kitchener, J. Lubbock, Marshall, Moggridge, S. Moore, Myers, Ogle, Powell, W. S. Smith, Wetterhan, C. F. White, Whitelegge, A. Stephen Wilson u. a. — zu zustimmender oder gegnerischer Beteiligung an dem Ausbau der Blütenbiologie herbei, von deren Thätigkeit in den siebziger Jahren besonders die Zeitschriften „Nature" und das „Journal of Botany" Zeugnis geben. Auch in Nordamerika war unter der Führung von Asa Gray das Interesse an der Blumenforschung ein sehr lebhaftes, an der sich hier Bailey, Barnes, W. J. Beal, Bessey, Bush, Courtis, Ellacombe, G. Engelmann, Foerste, Gentry, Greene, Leggett, Martindale, Meehan, Patton, Potts, Pringle, Redfield, C. V. Riley, Rusby, J. C. Russell, Schneck, C. J. Sprague, Todd, Lester F. Ward, C. Wright u. a. beteiligten. Von italienischen Forschern beschäftigten sich ausser Delpino besonders Arcangeli, Beccari, Mori, Ottavi, Pedicino, Comes, Savastano, Ricasoli und Ricca mit einzelnen blütenbiologischen Fragen. Letzterer erforschte schon 1870—1871 im Val Camonica die Bestäubungseinrichtungen der Alpenpflanzen (Atti d. Soc. Ital. d. Sc. natural. XIII. u. XIV.) und widmete gleichzeitig auch den blumenbesuchenden Insekten Aufmerksamkeit, so dass er der Zeit nach als einer der ersten Vertreter der neuen blumengeographischen Richtung zu bezeichnen ist.

In den Niederlanden fanden die blütenbiologischen Studien schon 1874 durch H. de Vries Eingang, der nach der Methode Müller's Beobachtungen über den Insektenbesuch an holländischen Pflanzen machte (Bestuivingen van bloemen door insecten waargenomen in 1874. Nederl. Kruidk. Arch. 1875). In Belgien fanden diese Studien besonders durch Errera und Gevaert Pflege, deren grosse Arbeit über den Bau und die Bestäubungsart der Blumen bereits früher (s. p. 321—31) gewürdigt ist; ersterer Autor

veröffentlichte auch einige kleinere Aufsätze über *Primula*, *Geranium phaeum* u. a. Ihm schloss sich später Mac Leod mit einer Arbeit über *Primula* an. In Frankreich machte sich durch G. Bonnier zwar eine Gegenströmung gegen die von Darwin und H. Müller inaugurierte Richtung geltend, jedoch haben auch hier eine Reihe von Forschern, wie Godron, Duval-Jouve, Baillon, Clavaud u. a. bedeutsame Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen geliefert. In Dänemark und Skandinavien wurde die Blütenbiologie in erster Linie durch Severin Axell und Warming, in Russland durch Batalin und Maximowicz, in der Schweiz durch Dodel-Port gefördert. Für Deutschland hat die vorausgehende Darstellung wohl hinlänglich die einzelnen Forscher bezeichnet, die sich um die Fortschritte der Blumenforschung bis zum Jahre 1882 verdient gemacht haben. Wie diese auf deutschem Boden durch Kölreuter und Sprengel zuerst gepflegt worden ist, so hat sie hier auch im Zeitalter Darwin's die schönsten Erfolge gezeitigt.

In dem Entwickelungsgange der modernen Blütenbiologie lassen sich unschwer drei Perioden unterscheiden. Die erste umfasst die Jahre von 1858 bis 1867, in denen durch Darwin, Hildebrand, Delpino, Fritz und Hermann Müller der erste Grundriss des neuen Gebäudes in kühnem Schwunge entworfen wurde. Der eigentliche Aufbau erfolgte dann in dem Zeitraum bis 1877, in welchem Darwin die Lehre von den Sexualeinrichtungen der Blütenpflanzen (Geschlechterverteilung, Dichogamie, Heterostylie, Kleistogamie, Wirkungsart des eigenen und fremden Pollens, Fruchtbarkeitsverhältnisse bei Selbstbestäubung und Kreuzung u. a.) zu einem geschlossenen Ganzen abrundete und den Zusammenhang dieser Einrichtungen mit den morphologischen und habituellen Eigentümlichkeiten der Blumen, sowie den Körperausrüstungen und Gewohnheiten der Blumenbesucher von einem der teleologischen Betrachtungsweise Sprengel's durchaus überlegenen, biologischen Standpunkte aus nachwies. Gleichzeitig vereinigten auch Hildebrand, Delpino und Hermann Müller die ihnen bekannten blütenbiologischen Erscheinungen zu einem Gesamtbilde, als dessen prägnantester Ausdruck die Blumentheorie des letztgenannten Forschers sich darstellt. Die dritte Entwickelungsperiode ist dadurch gekennzeichnet, dass innerhalb der neubegründeten Blütenbiologie verschiedenartige Forschungsrichtungen zur Geltung kommen, die im Laufe

der Zeit sich mehr und mehr von einander absondern und sich in Einzelaufgaben vertiefen. Als ein derartiger Zweig gliederte sich zunächst die blütenbiologische Floristik ab, die durch die blumenstatistische Methode eine exakte Grundlage erhielt. Diese Periode erreichte auch durch den Tod Müller's noch nicht ihren Abschluss, sondern setzt sich bis zur Gegenwart fort, in der sich die Thätigkeit der Blütenbiologen nur in noch viel stärkerem Grade specialisiert zeigt, wie früher. Dem Prinzip der Arbeitsteilung gemäfs beschäftigt sich z. B. eine Gruppe von Forschern vorzugsweise mit der Feststellung der Sexualverhältnisse, eine zweite legt sich auf das Studium der Anlockungs- und Schutzmittel der Blüten, eine dritte findet ihre Hauptaufgabe in der Beschreibung und Erklärung von Bestäubungseinrichtungen, eine vierte sucht die Wechselbeziehungen der Blumen und Insekten in bestimmt umgrenzten, floristischen Gebieten monographisch festzustellen u. dgl. m. Das Bewusstsein des inneren Zusammenhanges und der Aneinanderkettung aller dieser Einzeleinrichtungen ist noch lebendig, und überall wird auf die Namen von Darwin und Hermann Müller als die Schöpfer des neuen Forschungszweiges hingewiesen. Aber nur durch das Studium ihrer Meisterwerke wird der Geist lebendig bleiben, der die zu lösenden Einzelaufgaben in den Dienst des wissenschaftlichen Gesamtfortschritts stellt und über der erdrückenden Vielheit der Einzelthatsachen die der Blütenbiologie gestellten Probleme allgemeiner Natur nicht vergisst. Die nächste Aufgabe unserer heutigen Blütenbiologie dürfte nach Herbeischaffung eines fast unübersehbaren Beobachtungsmaterials vor allem sein, die von Darwin und Hermann Müller aufgestellten Theoreme — wie z. B. das von der biologischen Wirkungsart der Selbstbestäubung und Kreuzung, sowie die Blumentheorie — von Neuem zu prüfen und nach dem veränderten Standpunkt des Wissens neu zu formulieren. Ohne eingehende Studien über die Blumenforschung der Vergangenheit wäre eine solche Aufgabe unlösbar! — Dazu durch eine ausführliche historische Einführung einen Beitrag zu liefern war der Zweck des vorliegenden Buches, das nur eine Vorarbeit für spätere umfassendere Unternehmungen auf unserem Gebiete sein will. Möge daher der Leser die Mängel der Darstellung mit dem guten Willen des Verfassers, die Wahrheit zu suchen, einigermafsen entschuldigen!

BAYERISCHE STAATS-BIBLIOTHEK MUENCHEN

Register.

Autorennamen sind gesperrt, lateinische Pflanzen- und Tiernamen *kursiv* gedruckt.

A.

Aasfliegen, blumenbesuchende 189.
Aasfliegenblumen 180.
Aasgeruch 169.
Aaskäfer 368.
Abutilon 272.
— *Darwinii* 194. 204. 206. 272.
— *striatum* 182.
Acacia 350.
— *Julibrissin* 155.
Acanthus 132. 155.
— *mollis* 155. 182.
Acer 259.
Acerineen 141.
Achillea 44. 169.
Acianthus 370.
— *Sinclairii* 369.
Aconitum 74. 107. 184. 339.
— *Lycoctonum* 339. 340.
— *Napellus* 339.
— *paniculatum* 354.
— *Vulparia* 354.
Acropera 116.
Actinanthe 345.
Actinotus Helianthi 189.
Adelia Acidoton 189.
Adenandra 373.
Adenaria 304.
Adenosacme longifolia 308.
Adlumia cirrhosa 204.
Adonis aestivalis 204. 315.
Adventivembryonen 296.
Adynamandrie 278. 296.
Aechmanthera 249.
Aegilops 93.
— *ovata* 93. 94.
— *ovata*×*Triticum vulgare* 94.
— *speltaeformis* 93. 94.
— *triticoides* 93.
Aegiphila elata 212.
— *obdurata* 272.
Ährentaubefruchtung 362. 363.
Aëranthus 370.
— *sesquipedalis* 370.
Aeschynanthus 183.
— *grandiflorus* 183.
— *speciosus* 288. 289.
Aesculus 184.
— *parviflora* 367.
Afterbefruchtung 78.
Agamomonöcie 325.
Agaoniden 390.
Agapanthus umbellatus 184.
Agave americana 106.
Agrimonia 169. 190.
— *Eupatoria* 104.
Agrostemma 84. 171.
Ajuga 183.
— *Iva* 309.
— *reptans* 204. 326.
Akanthaceen 132. 154. 155. 182. 311. 373.
Akebia quinata 268.
Albertus Magnus, über die Natur der Blütenteile, die Rose u. a. 11.
Albizzia 155.
Alchemilla 169. 259. 336.
Alchornea 295.
Alefeld 109. 113.
Alisma natans 106. 149.
Allamanda neriifolia 128.
Allium Cepa 205.
— *fragrans* 296.
— *Porrum* × *A. Cepa* 64.
Allogamie 321.
Allokarpie 321.
Alloplectus concolor 183.
Allotropie 342.
Alocasia odora 160.
Alopecurus 132.
Alpenblumen 257.
Alpinia 132. 280.
— *nutans* 183.
Alpino, Prosp., über Bestäubung der Dattelpalme 13.
Alsine media 190.
Alsineen 190. 260. 297.
Alstroemeria peregrina 184.
— *pulchra* 184.
Althaea 107.
Amaryllis 184.
— *formosissima* 18. 184.
— *Reginae* 184.
— *vittata* 184.
Ambrosinia Bassii 160. 181.
Ameisen 353. 354. 391.
—, Beziehungen zu Nektarien 284.
—, Blumenschädlichkeit der 390.
Amherstia nobilis 184.
Amici, B. G. 67. 69.
—, über den Pollenschlauch 22.
Ammannia 310.
— *latifolia* 310.
— *verticillata* 310.
Ammophila 389.
Amnion 68.
Amoenitates academicae 18.
Amorpha fruticosa 155.
Amorphophallus campanulatus 181.
— *Titanum* 368.
Amphicarpaea 103. 249. 251.
— *monoica* 310.
Amphicarpum 309.
Amphonyx 374.
Amsinckia 113.
Amsonia salicifolia 128.
Amyris polygama 189.
Anacamptis 171.
— *pyramidalis* 185. 325.
Anagallis 169.
— *collina* 196. 198. 199.
— *latifolia* 189.
Anagyris 184.
Anandria 249.
Anaspis 399.
Anchusa 171. 378.
— *officinalis* 308.
Anderson 115.

Andrena 123. 124. 378. 385.
— *Cetii* 378.
— *cinerea* 378.
— *florea* 167. 378.
— *Hattorfiana* 167. 378.
Androgynie 325.
—, triöcische 327.
Andromonöcie 297. 325.
Andromonöcisch 247.
Androdiöcie 268. 326.
Androdiöcisch 247.
Androsace 337. 350
Anemo-Entomophilie 326.
Anemone 292.
— *alpina* 336.
— *coronaria* 190.
— *hepatica* 190.
— *hortensis* 190.
— *narcissiflora* 336.
— *nemorosa* 190.
— *ranunculoides* 190.
— *trifolia* 190.
Anemophil 132. 152. 161. 162. 275.
Anethum 169.
Anflugflächen in Blüten 278.
Angiospermae 72. 89.
Angraecum 370.
— *apiculatum* 185.
— *caudatum* 185.
— *sesquipedale* 185. 273.
Anigozanthos pulcherrima 184.
Anklammerungseinrichtungen bei Blumen 188.
Anlockungsmittel d. Blumen 167. 168. 332.
Anoda hastata 147.
Anonaceen 311. 324.
Anpassungsstufen d. Blumen nach Müller 258. 259. 260. 261. 262. 263. 264.
Antennen (von Orchideen) 100.
Anthaxia 399.
Anthera 17.
Anthere 73. 84.
—, Bau der —, 292. 293.
Anthericum Hookeri 372.
— *Liliago* 259.
Anthidium 381.
— *manicatum* 382. 385.
Anthobium 353.
Anthocomus 399.
Anthocoris 398.
Antholyza aethiopica 368.
— *Cunoniana* (*Cunonia*) 18.
— *praealta* 368.
Anthomyia 396.
Anthophora 179. 382. 385.
Anthophora pilipes 382. 385.
Anthophoriden 379.
Anthrenus Scrophulariae 399.
Anthurium 180. 188. 322.
— *lanceolatum* 188.
— *Scherzerianum* 188.
Anthyllis 184.
Antirrhinum 171. 183.
— *Linaria* 41.
— *majus* 41. 204.
Aphelandra aurantiaca 183.
— *cristata* 160. 183.
Aphiden 353.
Aphyllanthes monspeliensis 356.
Apiden 179. 183. 187. 342. 377–389.
—, Mundteile der — 380. 381.
Apis 385.
—, Blumenauswahl 384.
Apium petroselinum 205.
Apocyneen 128. 129. 132. 371.
Apocynum androsaemifolium 313. 370. 397.
— *hypericifolium* 371.
Apogamie 296.
Aquilegia 74. 184. 339. 354.
Araceen 368. 369.
Arachis 103.
Araujia albens 125.
Arcangeli 368. 405.
Archegonien 72.
Aremonia 190.
Arenaria clandestina 103.
— *graminifolia* 103.
Argemone ochroleuca 204.
Argynnis 338. 392. 394. 402.
Aricia 396.
Ariopsis peltata 349.
Arisaema ringens 181.
Arisarum proboscideum 181. 349.
— *vulgare* 181. 349.
Aristolochia 133. 179. 181. 261. 285. 396.
— *Clematitis* 138. 139. 172. 181. 325. 397.
— *Clematitis*, Bestäubung nach Sprengel 34.
— *cordiflora* 181.
— *cymbifera* 181.
— *gigantea* 181.
— *grandiflora* 181.
— *saccata* 181.
— *Sipho* 159.
Aristolochiaceen 154.
Aristoteles, über Kaprifikation 5.
Aristoteles, über Pflanzengeschlecht 4.
Armeria 260. 261.
— *vulgaris* 260.
Armstrong 403.
Arnebia 113.
Arnica 338. 394.
Artabotrys Blumei 311.
— *suaveolens* 311.
Artbegriff 94. 95.
Artemisia 176.
Artemisieen 279.
Arthropodium paniculatum 189.
Arum 169. 369. 396.
— *crinitum* 181.
— *Dracunculus* 180.
— *italicum* 154. 181.
— *maculatum* 75. 172. 261. 368. 397. 398.
— *ternatum* 270.
— *triphyllum* 181.
Aruncus silvester 327.
Asa Gray 114. 247. 297. 309. 315. 366. 372. 405.
Asarum elegans 181.
— *europaeum* 181. 261. 397.
Ascherson, P. 11. 19. 149. 250. 284. 308. 309.
Asclepiadeen 76. 124. 125. 126. 127. 132. 172. 370.
Asclepias 42. 63. 77. 126. 285. 349. 370.
—, Blüteneinrichtung nach Sprengel 50.
— *Cornuti* 124. 148. 370.
— *fruticosa* 51.
— *syriaca* 397.
Asimina 180.
— *triloba* 160. 189.
Asiphonia piperiformis 189.
Askenasy 293.
Asparagus 171.
— *officinalis* 267. 297.
Asperula azurea 263. 264.
— *longiflora* 356.
— *taurina* 340.
Asphodelus fistulosus 18.
Aspicarpa 249.
Aspidistra 154. 159. 179. 181. 349.
— *elatior* 140. 141. 181.
Astelia nervosa 372.
Aster 189.
Asteranthe 345.
Astrantia major 190.
— *maxima* 189.
Asyngamie 360.
Ataccia cristata 181.
Atherurus ternatus 181. 313.

Atragene 356.
Aucuba japonica 189.
Augenfälligkeit der Blüten 277.
Auslese des Passendsten 328.
Ausschlussmittel der Blumen für gewisse Insekten 169.
Auto-Allogamie 266. 326.
Autogamie 321. 325.
Autokarpie 321. 325.
Avena orientalis 65.
— *sativa* 65. 315.
Averrhoa Carambola 307.
Axell, Severin 145. 146. 147. 325. 406.
—, über Befruchtungseinrichtungen 151. 152.
—, über das Verhältnis von Fremd- und Selbstbefruchtung 153.
Azalea procumbens 336.

B.

Babiana ringens 368.
— *tubiflora* 185.
Bailey 308. 373. 374. 375. 405.
Baillon 91. 105. 367. 406.
Balbiani 394.
Balfour 404.
Balsamina 132. 183.
Balsamineen 132. 146.
Bananenblüten, eine Gallertmasse absondernd 272.
Banksia 187.
Baptisia 184.
— *tinctoria* 374.
Barber 404.
Barbieri, P. 106.
Barnes 375. 405.
Barosma 373.
Bartsia odontites 205.
Bary, de 80.
Bastarde, Eigenschaften 21. 92.
—, wildwachsende 66. 118.
Bastardierungsversuche, von Darwin 221. 222. 223.
—, von Gärtner 65. 66.
—, von Godron 93.
—, von Hildebrand 118.
—, von Kölreuter 20. 21.
—, von Wiegmann 64. 65.
Bastardfrüchte 118.
Batalin 250. 309. 406.
Battandier 308. 309. 312. 313.
Bateson, A. 201.
Bauchbürste 382.
Bauchsammler 381.
Bauhinia forficata 184.
Beal, W. J. 204. 317. 366. 405.
Beauger 369.
Beccari 274. 368. 372. 405.
Becher 395.
Beek, van 75.
Befruchtungsvorgang 69. 70. 71. 72. 294. 295. 296.
Begonia 93.
Behrens, W. J. 3. 4. 6. 15. 18. 20. 285. 291. 293. 374. 404.
Beköstigungsantheren 270.
Belt 160. 274. 403. 405.
Bennett 252. 293. 309. 376. 389, 405.
Bentham, G. 294. 405.
Berberis 50. 76. 101. 104.
Bergenia 142.
Bergsma 75.
Bertoloni 93.
Bessey 308. 405.
Bestäubung, äufsere 77.
—, direkte 77.
—, indirekte 77. 107.
—, innere 77.
—, mit anorganischen Substanzen 63.
—, Mittel derselben nach Fournier 103.
— zwischen Pflanzenarten verschiedener Gattung 64.
— zwischen Pflanzen heterogener Verwandtschaft 63.
Bestäubungsart nach Kölreuter 23. 24. 25.
—, Statistisches nach Müller 174.
Bestäubungseinrichtungen, Einteilung der, 324. 325. 326. 327.
Bestäubungsfläche 183. 186. 187. 278.
Bestäubungstypen, nach Delpino 132. 133.
Beta vulgaris 205. 208.
Bewegungen, der Staubgefässe 104. 105.
— der weiblichen Sexualorgane 105.
Bewegungsdichogamen 147.
Bewegungsvorgänge in Blüten 76. 365.
Bestäubungsversuche 317.
— Darwin's 97. 109. 194 ff. 215 ff. 223 ff. 229 ff. 238.
Bestäubungsversuche Hildebrand's 110. 111. 113. 117. 118. 138. 219. 238 ff. 285.
— Hoffmann's 193. 317.
— Fritz Müller's 193. 194. 272.
— von Herm. Müller 124.
— von Scott 111.
Bidens 261.
Bidens cernua 259.
Bienen 182. 189. 377—389. 403.
—, Descendenz derselben von Grabwespen 163.
—, Farbenauswahl der 385.
—, kurzrüsslige, Blumenauswahl 341.
—, langrüsslige, Blumenauswahl 341.
Bienenblumen 179. 262. 339. 340.
Bienen- und Hummelblumen, Insektenbesuch 341.
Bignonia 75. 132. 193. 204. 272. 362. 366.
— *indica* 363.
— *venusta* 183.
Bignoniaceen 132. 182. 183.
Biologischer Typus 178.
Blainville de, 95.
Blair 16.
Blasenfüfse, als Blumenbestäuber 50. 398.
Blastophaga grossorum 298. 301. 390.
Blattformationen der Blüte 83. 84.
Blattwespen 390.
Bläulinge 394.
Blechum Brownii 311.
Blühen in Intervallen 273.
Blumen mit offenem Honig, Insektenbesuch 341.
— mit teilweiser Honigbergung 260. 336. 341.
— mit völliger Honigbergung 260. 337. 341.
Blumenauswahl der Insekten 340. 341.
Blumenbesucher, Körperausrüstung und Lebensgewohnheiten der —, 376 bis 401.
—, unberufene 353.
Blumenblätter 83.
Blumeneinbrüche 48. 383.
Blumeneinrichtungen, engröhrige 185.
—, hängende 182.
—, kleinmündige 182.

Blumeneinrichtungen, offene, regelmässige 189. 190.
—, weitröhrige 182.
—, Entstehung der 328. 329. 330. 331.
—, Entstehung derselben nach Kerner 359. 360.
— der Tropen 273.
Blumenfarbe 74. 167. 169. 277. 336. 337. 338. 339. 340.
—, Entstehung der 332. 333. 334. 335.
—, Theorie ihrer Entwickelung nach H. Müller 333. 334. 335. 336. 337. 338. 339. 340. 341. 342. 343. 344. 345. 346. 347.
—, Variation bei Viola 346. 347.
Blumengesellschaften 260. 337.
—, Insektenbesuch 341.
Blumengeographie 401.
Blumengeruch 167. 169. 277.
Blumenkäfer 353.
Blumenstatistik 177. 336.
Blumenstetigkeit, der Bienen 388. 389.
Blumentheorie, Sprengel's 36—42.
—, Müller's 364. 365.
—, Schriften über dieselbe 253.
Blumentypen, Delpino's 181. 182. 183. 184. 185. 186. 187. 188. 189. 190.
Blumenwespen 377—389.
Blüte, als Sporangienstand 89.
Blütenanatomie 291. 292. 293. 294.
Blütenbiologie, Aufgabe der 1. 406. 407.
—, Standpunkt derselben nach Fournier 102.
Blütendiagramm 86.
Blütenformen, verschiedene bei der nämlichen Pflanzenart 265. 266.
Blütenorientierung 277.
Blütenvariationen 265. 266. 267. 268. 269.
Boccone, P. über Bestäubung der Pistazie 13.
Bock, Hieron. 12.
Boissier 404.
Bombax insigne 187.
Bombus 220. 382. 383. 385.
— *agrorum* 382.
— *alticola* 340.
— *hortorum* 383. 384.
— *lapidarius* 382.
— *mastrucatus* 256. 340. 383.
— *opulentus* 340.
— *pratorum* 382.
— *silvarum* 382.
— *terrestris* 382.
Bombyciden 391.
Bombyliden 179. 334. 395. 396. 397. 398.
—, Blumenauswahl 341.
Bombylius 392. 395.
Bonatea speciosa 116.
Bonjeania 184.
Bonnier, Gaston 30. 292. 406.
Boronia 373.
— *pinnata* 373.
Borragineen 262. 293. 339. 348. 350. 355. 356.
Borrago 154. 171. 188.
— *officinalis* 188. 198. 204.
Borreria 211. 212. 272.
— *verticillata* 307.
Boucerosia 126. 189.
Bouché 252.
Boulger 405.
Bouvardia leiantha 308.
Brachystelma 180. 189.
Bradley 16.
Bragantia Wallichii 189.
Brassica nigra 308.
— *oleracea* 109. 204.
— *Rapa* 149.
Braun, Alex. 81. 85. 90.
Breitenbach 297. 302. 303. 306. 369.
Briggs, Archer 405.
Britten, J. 405.
Brongniart, A. 67. 68. 72. 73. 74. 77.
Browallia elata 154. 270.
Brown, R. 67. 70, 72. 73. 75. 76. 81. 88. 98. 124.
Brugmansia 180. 272.
— *Zippelii* 181.
Brunfels, O. 12.
Brunfelsia undulata 185.
Brunonia 158.
— *australis* 190.
Brunoniaceen 154.
Bryonia 378.
— *alba* 46. 268.
— *dioica* 167. 267.
Bucerosia s. Boucerosia.
Buchenau 140. 141. 164.
Bulbine semibarbata 189.
Bunchosia Gaudichaudiana 273.
Bupleurum 169. 190.
— *rotundifolium* 357.
Buprestiden 399. 403.
Burck, W. 304. 305. 306. 310. 324.
Bureau 104.
Burlingtonia 193.
Bürstenapparate 278.
Burton 394. 405.
Bush 312. 405.
Buxus sempervirens 189.

C.

Cactus Tuna 30.
Cadia purpurea 182.
Caelebogyne ilicifolia 90. 295. 296.
Caesalpiniaceen 154.
Cajophora lateritia 189.*)
Calamintha 266.
— *alpina* 266.
— *Nepeta* 360.
— *nepetoides* 360.
Calamus 372.
Calanthe inaperta 311. 370.
Calathea 184.
Calceolaria 134. 144. 183. 205. 356.
— *amplexicaulis* 374.
Calendarium Florae 20.
Calendula 109. 387.
Calla palustris 368.
Callidryas 371. 394.
Calliphora 180.
Callistachys 187.
Callistemon 187. 350.
Callithauma viridiflorum 185.
Callitriche 147. 364.
— *verna* 146. 151.
Callixene parviflora 372.
Calluna 337. 350.
Calodendron 373.
Calothamnus 187. 350.
Caltha 132. 133.
Calycanthus floridus 181. 313.
Camarea 249.
Camellia japonica 190.
Camerarius, R. J. über Sexualität der Pflanzen 14.

*) An der angegebenen Stelle im Text versehentlich als *Cajephora* bezeichnet.

Campanula 182. 249. 263. 278. 294. 339. 350. 356.
— *barbata* 355.
— *carpathica* 204.
— *dimorphantha* 309.
— *perfoliata* 101.
Candolle, A. P. de, 66. 81. 86. 95. 107. 131.
Canestrini 161.
Canna 130. 144. 149. 184. 387.
— *gigantea* 129.
— *iridiflora* 182.
— *Warscewiczi* 198. 199. 205.
Cannabis 18.
Cannaceen 279. 280.
Cantharophilae 180.
Cantua buxifolia 182.
Capparideen 132.
Capparis 132. 133.
— *acuminata* 184.
Caprificus (Kaprifikus) 19. 20. 298. 299. 300.
Capsella bursa pastoris 190. 201.
Capus, G. 294.
Caralluma 189.
Cardamine chenopodiifolia 310.
Cardanus, Hieron. 12.
Carnarvon 64.
Carolinea 187.
Caruel 314.
Caryocar nuciferum 187.
Caspary, R. 20. 74. 204.
Cassia 154.
— *chamaecrista* 185.
— *floribunda* 185.
Castanea americana 313.
Catasetum 99. 116.
— *luridum* 105.
— *mentosum* 272.
— *tridentatum* 99.
Cato, M. P., über Feigenkultur 6.
Cattleya 116. 182. 249. 272.
Cavolini 298. 300.
Cecropia adenopus 273.
Celsia arcturus 189.
Centaurea 42. 109.
— *Jacea* 265. 268. 269.
Centradenia floribunda 204.
Centranthus ruber 190.
Centropogon 373.
Centrosema virginianum 374.
Centrostemma 126.
Cephaëlis Beerii 307.
— *Ipecacuanha* 307.
Cephalanthera 183.
— *grandiflora* 144. 149.
Cephalaria 190.
Cephalotus 160.
Cerambyciden 403.
Cerastium 354.
— *glomeratum* 311.
— *viscosum* 309.
— *vulgatum* 151.
Ceratocapnos 132.
Ceratophyllum 364.
Cerbera 129.
— *lactaria* 128.
— *Thevetia* 128.
Cercis 154.
Cereus 105.
— *grandiflorus* 75.
— *phoeniceus* 375.
Cerinthe 24. 350. 360.
Cerocoma 399.
Ceropegia 126.
— *elegans* 159. 181.
Cesalpini, Andr., über Pflanzengeschlecht 13.
Cetonia 160. 182. 399.
Cetoniiden 372. 399.
Chaerocampa 374.
Chaerophyllum silvestre 40.
Chalaza 68.
Chalcidier 390.
Chamaeorchis alpina 262.
Chamaerops, künstliche Bestäubung 16.
Chamissoa 271.
Chapmannia 103. 249.
Chara crinita 90. 296.
Chasalia 113.
— *lurida* 307.
Chasmogame Blüten 102. 152.
Chasmogamie 147. 151. 325.
Chasmo-Kleistogamie 325.
Chatin 106. 293.
Cheeseman 369. 374.
Chelidonium 44. 292.
— *(Glaucium) corniculatum* 18.
— *Glaucium* 190.
— *majus* 189.
Chelostoma 381.
Chenopodium 148.
Cherleria 337.
Chiloglottis cornuta 370.
Chimonanthus fragrans 286. 287.
Chironia 345.
Choisya 373.
Chorion 68.
Chorizema 184.
Christy 369. 376. 389. 405.
Chrysididen 390.
Chrysomeliden 399. 403.
Chrysosplenium 188. 322.
— *alternifolium* 188.
Cicendia filiformis 312.
Cichoriaceen 170.
Cilissa 378.
— *melanura* 167. 220.
Cimaruoli 300.
Cinchona 113. 305.
— *Calisaya* 307.
— *Carabayensis* 307.
— *Ledgeriana* 306. 307.
— *micrantha* 212. 307.
— *officinalis* 307.
— *succirubra* 307.
Cinnyriden 368.
Cinnyris 368.
Cipó alho 193. 272.
Circaea 397.
— *alpina* 354.
Cirrhaea 272.
Cirsium 389.
— *eriophorum* 355.
Cistela 399.
Cisteliden 399.
Cistus 30. 104.
— *formosus* 190.
— *hirsutus* 309.
— *ladaniferus* 190.
— *villosus* 309.
Citrus 149. 296. 373.
Clarke 308.
Claudianus 8.
Clavaud 375. 406.
Cleome 132. 133.
Cleriden 399.
Clermontia 373.
Clerodendron 104. 105.
— *capitatum* 185.
— *hastatum* 185.
Clerus 399.
Clethra acuminata 375.
— *alnifolia* 375.
Clianthus puniceus 367.
Clivia nobilis 182.
Clusia 107.
Clusius 12.
Clutia (Cluytia) tenella 18.
Clytus 399.
Cnicus 248.
Cobaea penduliflora 374.
— *scandens* 182. 355. 374.
Coccocypselum 212. 213. 272.
Cochlearia danica 404.
Coelanthe 344.
Coelioxys 385.
Coffea 306.
Cohn 80.
Coix 24.

Colchicum 46. 353.
— *autumnale* 182.
Colensoa 373.
Coleochaete 80.
Coleonema 373.
Coleus Blumei 374.
Colias 402.
Collinsia bicolor 184.
Collomia Cavanillesii 309.
— *grandiflora* 309.
Columella, L. J. M., über Kaprifikation 7.
Columnea hirsuta 183.
Comber 405.
Combretum 160.
Comes, O. 314. 405.
Commelina 249. 251.
— *coelestis* 269.
Commelinaceen 269.
Conanthera bifolia 189.
Conophallus Titanum 368.
Conospermum taxifolium 183.
Convallaria 148. 171.
— *majalis* 326. 353.
Convolvulus 29. 76. 356.
— *arvensis* 168.
— *sepium* 168. 394.
Coprosma 283.
Corder 369.
Cordia 212. 272.
Cordyline australis 372.
Coriaria myrtifolia 286.
Cornus 168.
— *mas* 46.
— *paniculata* 180. 182.
— *sanguinea* 182. 322.
Coronilla 184.
Corrigiola litoralis 312.
Cortusa 111.
— *Matthioli* 204.
Corry, T. H. 370.
Coryanthes 115.
— *macrantha* 116. 181.
Corydalis 132. 355. 382.
— *cava* 138. 144. 149. 184. 194. 204. 285. 325.
— *lutea* 204.
— *solida* 204.
Corylus 270.
Corysanthes fimbriata 370.
— *pruinosa* 370.
Cosmiusa 113.
Cosson 4.
Cotoneaster vulgaris 262. 339.
Coulter 312.
Courtis 405.
Covolo, J. Bapt. dal, 30.
Crabroniden 389. 391.
Crataegus oxyacantha 182.
Cratoxylon formosum 212.
Crepis aurea 338. 394.
Crinum 185.
Crocisa 385.
Crocus 148. 340.
— *vernus* 182. 394.
Crossopetalum 344.
Croton 104.
Crucianella gilanica 356.
Crüger, H. 100. 116. 181.
Cryphiacanthus 249.
Cryptostachys 249.
Cucumis 268.
Cucurbita 75. 268.
— *Pepo* 69. 108. 325.
Cucurbitaceae 25.
Cuphea 184.
— *micropetala* 354.
— *purpurea* 198. 204.
Cupressineen 161.
Cupularia viscosa 189.
Curculioniden 403.
Curcuma cordata 183.
Curtis, W. 55. 97.
Cuscuta 248. 353.
Cusparia 373.
Cuvier 95.
Cyanea 373.
Cyathocalyx zeylanica 311.
Cyathodes acerosa 375.
Cyclamen 24. 259. 292.
— *europaeum* 188. 312.
— *persicum* 188. 198. 201. 204.
Cyclostigma 344. 356.
Cycnoches 99.*)
Cykadeen 72. 81. 283.
Cymodocea 106. 161.
Cynanchum nigrum 189.
Cynareen 30. 170.
Cynomorium 107.
Cynorchis 370.
Cypella 273.
Cyperaceen 151. 162. 293.
Cyphia 158.
Cyphiaceen 154.
Cypripedium 132. 180. 181.
— *Calceolus* 118. 122. 123. 124.
— *barbatum* 159.
Cyrtandraceen 160.
Cyrtostylis oblonga 369.
Cystacanthus turgidus 373.
Cytisus 148. 168. 172. 184. 263. 360.
Cytisus alpinus 353.
— *Laburnum* 204.

D.

Daedalacanthus 249.
Dalechampia 272.
Dalibarda repens 309.
Dalmer, M. 294.
Dampiera 158. 294.
Danais 273.
Danthonia spicata 309.
Daphne Blagayana 355.
— — *Mezereum* 46.
— — *striata* 394.
Daphniden 296.
Darwin, Charl. 96. 97. 98. 99. 100. 110. 118. 124. 143. 144. 145. 162. 164. 177. 191. 192. 206. 271. 272. 302. 303. 310. 319. 320. 325. 326. 327. 332. 398. 406. 407.
—, Versuche über Wirkung der Kreuzung und Selbstbefruchtung 194. 195. 196. 197. 199. 200. 201. 202. 203.
—, über die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen der nämlichen Art 210.
—, Bestäubungsversuche mit heterostylen Pflanzen 215. 216.
—, über Leschenaultia formosa 294.
Darwin'sche Theorie 253.
—, auf Bienen angewendet 163. 164. 256.
Darwinistische Epoche 290.
Dascilliden 403.
Dasypoda 378. 379.
— *hirtipes* 256. 379.
Dasytes 399.
Datisca cannabina 18.
Dattelpalme, Bestäubung in Assyrien 3.
—, in Arabien u. a. 4.
—, Bestäubung nach Herodot 4. 6.
—, Bestäubung nach Theophrast 5. 6.
—, Bestäubung nach Plinius 8.
—, Bestäubung nach Alpino 13.
Datura 182.

*) An der angegebenen Stelle irrtümlich als *Cycnonches* bezeichnet.

Datura arborea 182.
— *cornigera* 182.
— *sanguinea* 189.
Decodon verticillatus 304.
Deecke, Th. 76. 91.
Delille 19.
Delissea 373.
Delphinium 184. 293. 367.
— *Consolida* 198. 204.
— *Staphysagria* 286. 287.
Delpino, F. 145. 162. 164. 191. 256. 257. 294. 313. 315. 321. 325. 351. 361. 362. 363. 365. 394. 405. 406.
—, über Asclepiadeen 125. 126.
—, über Periploca 127. 128.
—, über Lochnera 128.
—, über Apocyneen 129.
—, über Canna 130.
—, über Leguminosen 130. 131.
—, Ulteriori osservazioni 154.
—, über Acanthus 155.
—, über Marcgraviaceen 159.
—, über ornithophile Blüten 160.
—, über malakophile Blüten 160.
—, blütenbiologische Einteilung der Pflanzen 161.
—, Bestäubung der Gymnospermen 161.
—, Einteilung der Insektenblumen 179. 180.
—, über zeitlichen Dimorphismus 190.
—, über Prinzipien der Blütenbiologie 274. 275. 276.
—, über Smilaceen 274. 275. 276. 279. 282. 283.
—, Einteilung der Blumeneinrichtungen 276. 277. 278. 279.
—, über Marantaceen 279. 280. 282.
—, über Artemisieen 279.
—, über die Bestäubung der Hydrophilen 284.
—, über die Blüteneinrichtungen der Getreidearten 284.
—, über Dichogamie 284.
—, über die Blumeneinrichtungen von Inselpflanzen 285.
—, über die Blumeneinrichtungen hochnordischer Pflanzen 285. 401.
Delpino, über Vitis 292.
Dendrobium 370.
— *cretaceum* 100. 115.
— *nobile* 117.
Dentaria bulbifera 314.
Dermestes 358.
Dermestiden 399.
Desmodium 184.
Desvaux 74.
Diamesogamen 161.
Dianella coerulea 189.
Dianthera sessilis 311.
Dianthoecia 372. 394.
Dianthus 20. 104. 171. 268. 340.
— *arenarius* × *caesius* 64.
— *caryophyllus* 196. 197. 198. 199. 204.
— *prolifer* 356.
— *superbus* 47.
Diaspasis 158.
Dichogamen 107. 110. 146. 152.
—, protandrische 146.
—, protogynische 146. 147.
Dichogamie 29. 79. 152. 153. 325.
—, männlich-weibliche 39.
—, weiblich-männliche 40.
— nach Sprengel 35. 39. 40.
Dickie 405.
Dicliptera assurgens 311.
Diclytra 132. 184. 355.
— *spectabilis* 313.
Dicogamia (ital.) im Sinne Delpino's gleichbedeutend mit Fremdbestäubung 154.
Dictamnus 104. 184. 354. 373.
Dictyopterus 399.
Di-Entomophilie 266. 326.
Digitalis 20.
— *purpurea* 47. 110. 111. 182. 196. 201. 204.
Diklinen 146.
Diklinie 152. 153.
Dilledia 374.
Dillenia scabrella 190.
— *speciosa* 190.
Dillenius 101.
Dimorphismus 147.
—, zeitlicher 190.
Diöcie 153. 268. 326. 327.
—, Entstehung der 209.
—, eigentliche 327.
—, unvollständige 327.
Diökodimorphie 109.
Dionysia 113.
Dioskorides, über Pflanzengeschlecht 10.
Diosma 373.
— *ericoides* 373.
Diosmeen 154.
Diospyros virginiana 297.
Diplachne serotina 309.
Diplacus 105.
Diplantherie 109.
Dipsaceen 107. 154. 260. 379.
Dipsacus laciniatus 353.
Dipteracanthus 249.
Dipteren 395. 396. 397. 398. 403.
—, Blumenauswahl 341.
Dipterenblumen 261.
Dirichletia 304.
Disa grandiflora 116.
Dischistus 395.
Disemma 112.
Dodecatheon 111.
— *integrifolium* 188.
— *meadia* 188.
Dodel-Port 374. 375. 406.
Dodonaeus 12.
Donatia Novae-Zelandiae 375.
Dorstenia 180. 322.
— *ceratosanthes* 188.
— *Houstoni* 188.
Downingia 373.
Draba aizoides 360.
— *lasiocarpa* 360.
— *verna* 149.
Dracaena Goldieana 372.
Dracontium foetidum 180.
— *pertusum* 180. 188.
— *polyphyllum* 181. 369.
Dracophyllum longifolium 368. 375.
Dracunculus 369.
— *crinitus* 368.
— *vulgaris* 368.
Drosera 249. 364.
— *anglica* 251.
Drosophyllum lusitanicum 354.
Drude 310.
Drummondia 142.
Dryandra 187. 350.
Dryas 265.
Duchartre 106.
Duftschuppen von Schmetterlingen 273.
Dumas 66.
Dunal 93.
Duncan 405.
Dutrochet 75. 76.
Duval-Jouve 114. 250. 406.
Duvernoy 95.

E.

Eaton 402.
Ebbinghaus 388.
Eccremocarpus scaber 183.
Echium 29. 167. 184.
— *vulgare* 248.
Eggers, Baron von, 311. 313.
Ehrenberg 73.
Eichhornia azurea 272.
— *crassipes* 272.
Eikern 295.
Eingeschlechtigkeit 275.
Eingeschlechtigkeit, primäre und sekundäre 283.
Einhäusige Pflanzen 15.
Eizelle 72.
Ekelblumen 261. 338. 368. 397.
Elateriden 403.
Elfving 295.
Ellacombe 405.
Elodea canadensis 106.
Embothrium speciosissimum 186.
Embryo 68.
Embryobildung 69. 70.
Embryonalkern 295.
Embryoträger 70.
Embryosack 68. 69.
Empedokles 4.
Empis 396. 397.
Endosperm 69.
Endothecium 73.
Endotricha 344.
Engelmann, G. 405.
Engler 142. 369. 375.
Entomophil 132. 152.
Entwickelungsgeschichte der Blüte 87. 88.
Epacrideen 375.
Epacris 154.
Epicharis 273.
Epidendron 116. 249. 271.
Epidendreen 115.
Epigaea 297.
— *repens* 247.
Epigenesis 88.
Epilobium 29. 39. 105. 278.
— *alpinum* 151.
— *angustifolium* 34. 35.
Epimedium alpinum 354.
Epipactis 73. 105. 120. 183. 390.
— *latifolia* 120. 121. 124. 262.
— *microphylla* 120. 121.
— *palustris* 124.
— *viridiflora* 120. 121.
Epiphyllum truncatum 183. 184.
Epipogium (*Epipogon*) *Gmelini* 118. 119. 120. 124. 184.
Eranthemum 249.
Eranthis 190.
Eremurus robustus 372.
— *spectabilis* 270. 372.
Eria stellata 117.
Erica ampullacea 183.
— *carnea* 257. 340.
— *cerinthoides* 183.
— *cinerea* 350.
— *fascicularis* 368.
— *Plukenetii* 368.
— *purpurea* 368.
— *retorta* 183.
— *Tetralix* 350.
— *ventricosa* 183.
— *Willmorei* 367. 375.
Erikaceen 101. 183. 350. 356. 375.
Erinosyce 300.
Erinus lychnideus 185.
Eriostemon 373.
Eristalis 396.
Erithalis fruticosa 311.
Eritrichium 248.
Ernst, A., 308. 374.
Erodium 190. 354.
— *cicutarium* 297. 315. 326.
— *cicutarium var. pimpinellifolium* 315.
— *macradenum* 313.
Erophila verna 190. 201. (s. a. Draba)
Errera 297. 312. 321. 322. 323. 324. 328. 373. 374. 405.
— und Gevaert, Einteilung der Geschlechts- und Bestäubungseinrichtungen 324. 325. 326.
Erschütterungsbefruchtung 363. 364.
Erythraea 168. 345.
— *Centaurium* 300.
Erythrina 160.
— *caffra* 368.
— *Crista galli* 155. 160. 183.
— *herbacea* 367.
— *indica* 368.
Erythronium Dens canis 186.
Erythroxylum 212. 172.
Esche 247.
Eschscholtzia 206.
— *californica* 194. 196. 197. 198. 204. 272.
Enapocyneen 129.
Eucera 179. 382.
Eucrosia bicolor 184.
Euglossa 116. 179.
Eulen (Noctuiden) 391.
Eulophia scripta 369.
Eumenes 390.
Euphorbia amygdaloides 189.
— *Characias* 189.
— *Cyparissias* 36. 40. 146.
— *helioscopia* 154.
— *silvatica* 189.
Euphrasia 183. 337. 350. 353.
— *longiflora* 356.
— *Odontites* 71.
— *officinalis* 205. 265. 323.
Eupomatia laurina 181.
Euryale 180. 181.
— *amazonica* 204.
— *ferox* 204. 311.
Eustoma 385.
Eutoxeres Aquila 181.
Eutropie 342.
Evans 367. 404.
Everett 367.
Evolutionstheorie 88.
Evonymus 107. 398.
— *europaeus* 189. 247.
— *japonicus* 189.
— *latifolius* 189. 296.
— *verrucosus* 189.
Exine 293.
Exostemma 179.
— *longiflorum* 186.
Experimentum berolinense 16.
Explodierende Staubgefässe 293.
Explosionseinrichtungen 140. 278.
Extraflorale Nektarien 159. 283. 284. 292.

F.

Fabre, Esprit 93.
Fadenapparat 71.
Faivre 404.
Faltenwespen 389.
Falter, Blumenauswahl 341. 393.
—, in Blumen gefangen 256.
Falterblumen 263. 340.
—, Insektenbesuch 341.
Falterrüssel 391.
Faramea 272.

Farbenauswahl der Insekten 341.
Farbensinn der Bienen 386. 388.
Farrer 405.
Fedia cornucopiae 190.
— *graciliflora* 356.
Fegeapparat 294.
Feigenbaum 298. 299. 300. 301. 302.
—, Fruchtveredlung in Syrien 4.
Feigeninsekten 390.
Feigenwespe 19. s. a. Psen.
Feilden 402.
Fico selvaggio 300.
Ficus Carica 182. 298. 299. 300. 301. 302. 390.
— *geraniifolia* 301.
— *serrata* 301.
— *Sycomorus* 182.
— *virgata* 301.
Filago minima 312.
Filamentum (Filament) 17. 84.
Fiori di fico 299.
Fischer, H. 293.
Fitzgerald 311. 370. 404.
Fleischfliegen 169.
Fliegen 188. 189.
—, Blumenauswahl der 396. 397.
—, Farbenauswahl der 397.
Fliegenblumen 179. 338.
—, echte 397.
Fliegenrüssel 395.
Florideen 161.
Floristik, blütenbiologische 401—407.
Flourens 95.
Focke 93. 237. 297. 313. 314. 377.
Foerste 405.
Forbes 404. 405.
Forel 377. 388. 394.
Forficula 353. 398.
Formiciden 390.
Forsythia suspensa 212. 213.
Fournier, E. 8. 13. 14. 16. 102. 103. 104. 105. 106. 107. 108.
—, über Sprengel 105.
Fovilla 22.
Fragaria 247. 260. 337.
Frasera 345.
Fraxinus 283.
— *excelsior* 109. 146.
— *Ornus* 182.
Fremdbestäubung 31.
—, nach Müller 173. 174. 175.
Freyhold, v. 311.
Friese, H. 377.
Fritillaria 30. 148. 154.
— *persica* 104.
Fritsche 73.
Fruchtbarkeit, bei Selbstbefruchtung und bei Kreuzung 195.
— von Descendenten erster bis fünfter Generation bei Kreuzung und Selbstbefruchtung 195.
—, verschiedener Mafsstab zur Beurteilung derselben 195.
—, relative, von Pflanzen gekreuzter und selbstbefruchteter Abstammung 196. 197.
— —, von den Stammpflanzen der Darwin'schen Versuche, bei Kreuzung und Selbstbefruchtung 197. 198.
— —, von den Nachkommen erster oder späterer Generation bei Kreuzung und Selbstbefruchtung 198. 199.
—, eingeborene, von Pflanzen aus Kreuzung und Selbstbefruchtung 197.
—, Ursache der 209.
— bei dimorphen Pflanzen 210. 211.
Fruchtbarkeitstabelle A: 195. B: 195. 196. C: 196. D: 196. 197. E: 197. F: 197. 198. G: 198. 199.
Fruchtblätter 84.
Fruchtknoten 17.
Fruchtungsvermögen 78.
Frustranie 109.
Fuchs, Leonh. 12.
Fuchsia 79. 366. 367.
— *coccinea* 182.
— *corymbiflora* 182.
— *excorticata* 368.
— *fulgens* 182.
— *macrantha* 182.
Fucus 80.
Fumaria 149. 355.
— *capreolata* 138. 204.
— *officinalis* 138. 144. 204. 315.
Fumariaceen 132. 172. 176. 270. 285.
Funkia lancifolia 184.
— *ovata* 296.

G.

Gagea 337.
Gaimard 160.
Galactia 249.
Galanthus 24.
— *nivalis* 189. 357.
Galeobdolon luteum 333.
Galeopsis 183.
— *grandiflora* 356.
— *versicolor* 151.
Galium 247. 259.
— *aparine* 205.
Gallenblüten 298.
Gallertmasse, von Honigbienen eingesammelt 272.
Gallesio 298.
Gallwespen 182.
Gardenia 179.
— *pannea* 185.
— *Stanleyana* 185.
— *Thunbergia* 186.
Gärtner, C. F. 63. 64. 65. 66. 77. 78. 79. 80. 110. 193.
Gasparrini 298.
Gaudichaudia 249.
Gaultheria antipoda 375.
— *rupestris* 375.
Gaura parviflora 311.
Gaya 336.
— *simplex* 353.
Gefängniseinrichtungen, bei Blumen 181.
Gefäfskryptogamen 89.
Gegenfüfsler 71.
Geisblatt 366.
Geitonogamie 321. Einrichtungen für 322.
Geitonokarpie 321.
Genista 53. 169. 172. 184. 263.
Gentiana 66. 262. 339. 340. 343. 350. 356.
— *acaulis* 182. 340.
— *aestiva* 344.
— *Amarella* 344. 345.
— *Andrewsii* 315.
— *asclepiadea* 340. 344.
— *aurea* 345.
— *bavarica* 264. 344.
— *campestris* 344.
— *ciliata* 344.
— *cruciata* 344.
— *frigida* 344.
— *Froelichii* 344.
— *germanica* 344.
— *Jamesonii* 345.
— *imbricata* 344.

Gentiana lutea 336. 343. 344. 345. 353.
— *nana* 344.
— *nivalis* 344.
— *obtusifolia* 344.
— *pannonica* 344. 353.
— *Pneumonanthe* 344.
— *pumila* 344.
— *punctata* 344. 345. 353.
— *purpurea* 344.
— *tenella* 344.
— *utriculosa* 344.
— *verna* 264. 344. 345.
Gentianeen 154. 343. 344. 345. 375.
Gentry 312. 313. 405.
Genussmittel der Blumen für Insekten 168. Beschränkung und Bergung derselben 169. 170. 171. 172.
—, von Blumen dargeboten 277.
Geoffroy, Claud. Jos. 15.
— Et. Franc. 15.
— Isid. 95.
Geoffroy-Saint-Hilaire, Etienne 95.
Geraniaceen 132. 146.
Geranium 104. 132. 285. 354.
— *macrorhizum* 286.
— *molle* 267.
— *palustre* 36.
— *phaeum* 406.
— *pratense* 110. 111.
— *pusillum* 267.
— *silvaticum* 33. 354.
Germen 17.
Geruchsstoffe der Blumen für Weidetiere widerlich 353.
Geschlechterverteilung 145. 146. 147. 297.
— nach Darwin 246. 247. 248.
—, Variationen der — 265. 266. 267. 268. 269.
— des Feigenbaums 298. 299. 300.
—, polyöcische 327.
Geschlechtsorgane, Lage der 148.
Geschlechtsteile der Blüte, nach Camerarius 14.
Geschlechtswechsel, zeitlicher 327.
Geschmacksstoffe der Blumen, für Weidetiere widerlich 353.
Gesner, Konr., über Blütenanalysen 12. — über Arten von Gentiana 13.
Gesneria 202.
— *bulbosa* 183.
— *pendulina* 198.
Gesneriaceen 132. 154. 155. 182. 183.
Getreidearten, Blüteneinrichtungen der — 284.
Geum 190. 265.
— *urbanum* 104.
Gevaert 297. 312. 321. 322. 323. 324. 328. 373. 374. 405.
Gibbons Hunt 404.
Gichtrose 29.
Gilia micrantha 212.
— *pulchella* 212.
Gladiolus 71.
— *angustus* 185.
— *carneus* 185.
— *cuspidatus* 185.
— *segetum* 182.
— *tristis* 185,
Glaucium luteum 204.
Glechoma 266.
Gleditsch 32.
—, über künstliche Bestäubung der Zwergpalme 16.
Gleichen, über den Pollen 22.
Gleichgrifflige Varietät von Primula-Arten 226. 227. 228.
Globba ophioglossa 185,
Globularia 147.
Glossostigma elatinoides 374.
Gloxinia 132.
Glycine 249.
Gnetaceen 283.
Godron 93. 94. 95. 309. 376. 406.
Göbel 87.
Göppert 76.
Göthe, W. v. 59. 81. 86.
Goldfussia anisophylla 76.
— *isophylla* 373.
Goldwespen 390.
Gólésnow 69.
Gomeza 193.
Gomphocarpus 126.
Gongora 116.
— *maculata* 116.
Goniothalamus giganteus 311.
Goodenia 294.
— *grandiflora* 157. 294.
Goodeniaceen 156. 183. 294.
Goodenovieen 154. s. auch Goodeniaceen.
Goodyera repens 114.
Gordonia lasianthos 190.
Goroschankin 294.
Gosse, P. H., 115.
Gossypium herbaceum 292. 367.
Gould 161. 181.
Gowen, R. J. 64.
Grabwespen 389.
Gramineen 147. 151. 162. 289. 293.
Grammoptera 399.
Grant Allen 332.
Graphomyia 396.
Gratiola 184.
Gräser 364.
Gregoria Vitaliana 111.
Greene 370. 405.
Greenleaf 404.
Grevillea robusta 368.
— *Thelemannia* 374.
Grew, Nehem., über den Griffelkanal 13. — über die Blütenteile der Korbblüten 14.
Griffel 17.
Griffelhaare 77.
Griffelkanal 13.
Griffith 69.
Grisebach 310.
Grönland 94.
Grossi 299.
Guignard 295.
Guillemin 66. 73.
Gymnadenia 98. 171. 340. 353.
— *albida* 124. 185.
— *conopea* 98. 124. 185. 394.
— *tridentata* 114.
Gymnospermen 72. 89. 294.
— Bestäubung nach Delpino 161.
— Befruchtung 363.
Gynatrix 113.
Gynomonöcie 325.
Gynomonöcisch 247.
Gynodiöcie 248. 268. 297. 327.
Gynodiöcisch 247.
Gynodiöcische Pflanzen, Unterschied des Samengewichts bei der weiblichen und zwitterigen Form 248.

H.

Haarbildungen als Honigschutzmittel 355.

Habenaria 179.
— *gigantea* 185.
— *longicauda* 185.
— *procera* 185.
Hackel 297. 309.
Häckel 274.
Haemanthus 186.
Hagen, H. A. 58.
Hakea nodosa 374.
Halblegitime Verbindungen 223.
Halenia 345.
Halianthus peploides 297.
Halictus 378. 385.
Hamiltonia suaveolens 307.
Hamp 10.
Hämpinne 11.
Hansen 395.
Hansgirg 365.
Hanstein, A. v., 14. 296.
Haplanthe 345.
Haplophyllum patavinum 355.
Hart 405.
Hartog 404.
Harvey 112.
Harz, von Meliponen eingesammelt 272.
Hasskarl 375.
Haviland 373. 404.
Hebecladus biflorus 182.
Heckel 309. 404.
Hedera Helix 189.
Hedwig, J. 58.
Hedychium 132. 133. 185. 204. 273. 280. 371. 374.
Hedyotis 113. 212. 272.
— *scandens* 307.
Hedysarum obscurum 353.
Heeria 269.
Helianthemum 25. 169. 189. 249. 259. 292.
— *alpestre* 336.
— *guttatum* 309.
— *kahiricum* 308.
— *ledifolium* 309.
— *Lippii var. micranthum* 308. 309.
— *villosum* 309.
Helianthus 187.
— *annuus* 187.
Heliconia 364.
Heliconius 273.
Heliotropium 148.
Helleborus 147.
Helodes palustris 312.
Helonias bracteata 187.
— *glaberrima* 187.
Hemerocallis coerulea 184.
— *fulva* 48. 313.
Hemipteren 398.
—, Blumenauswahl 341.
Hemitropie 342.
Henschel, A. 60. 61. 70.
—, Kritik über Sprengel und Kölreuter 60—62.
—, angebliche Bastardierungen zwischen Tropaeolum und Salvia u. a. 63.
Henslow, G. 144. 193. 208. 311. 314. 315. 318. 319. 320. 365. 405.
Herbergeeinrichtungen bei Blumen 181.
Herbert, W. 64, 66.
Herkogame Blüten 152.
Herkogamie 151. 152. 153. 278. 282. 325.
Heriades 381.
Hermaphroditismus 275.
—, Übergang in Diklinie 283.
Herminium Monorchis 262. 339.
Herniaria 364.
— *glabra* 312.
— *hirsuta* 315.
Herodot, über Bestäubung der Dattelpalme 4. 6.
Heros 200.
Hesperis tristis 264. 270.
Heteranthera 251. 269. 310.
— *callaefolia* 249. 310.
— *Kotschyana* 249. 310.
— *Potamogeton* 249. 310.
— *spicata* 249. 310.
— *reniformis* 249. 374.
Heterantherie 269.
Heterocarpaea 249.
Heterocentron mexicanum 204.
— *roseum* 373.
Heterodichogamie 326.
Heterodistylie 326.
Heterokline Bestäubung 152.
Heteromesogamie 326.
Heteromorphe Verbindungen, bei heterostylen Pflanzen 109. 110.
—, Samenertrag nach Scott 111.
Heterostyle Blüten 152.
Heterostyle Pflanzen 97. 113.
—, Bestäubungsversuche Darwin's 215. 216.
—, Fruchtbarkeit der verschiedenen Verbindungen 217. 218.
Heterostylie 55. 97. 147. 302. 303. 304. 305. 306. 307. 308. 326.
—, Darwin's biologische Erklärung der 220.
—, Darwin's Ansicht über Entstehung derselben 236. 237. 238.
—, Entstehung der 306. 307.
Heterotoma 373.
— *lobelioides* 159.
Heterotristylie 326.
Heterotropa asaroides 181.
Heuchera 142.
Heuglin 161.
Hibbertia volubilis 190.
Hibiscus 28. 29. 105.
— *Trionum* 23.
Hieracium 92. 360. 389.
— *alpinum* 315.
— *aurantiacum* 338. 394.
Hieronymus 404.
Hildebrand 155. 162. 164. 177. 191. 194. 204. 211. 212. 215. 229. 294. 326. 351. 372. 374. 375.
—, Versuche zur Dichogamie und zum Dimorphismus 110.
—, Versuche an Linum perenne und Primula sinensis 110.
—, Trimorphismus von Oxalis 112.
—, über doppelte Wirkung des Pollens 117.
—, Bastardierungsversuche an Orchideen 118.
—, über Bastardfrüchte 118.
—, über Asclepias 125. 126. 127.
—, über Vinca 128.
—, über Canna 130.
—, über Polygala 133.
—, über Impatiens 134.
—, über Thunbergia 134.
—, über Pedicularis 134.
—, über Calceolaria 134.
—, über Lopezia coronata 134. 135.
—, über Siphocampylus 135.
—, über Bestäubung der Salvia-Arten 136. 137.
—, über Corydalis cava 138.
—, über Aristolochia Clematitis 138. 139.

Hildebrand, über Geschlechterverteilung 145. 146. 147. 148. 149.
—, über das Verhältnis von Fremd- und Selbstbefruchtung 150.
—, über Acanthus 155. 156.
—, über Plectranthus 156.
—, über Goodenia 157. 158.
—, über Lobeliaceen 158. 159.
—, über Fruchtbarkeit der Sexualverbindungen von Oxalis 217. 218. 219.
—, Vererbung des Blütencharakters bei Oxalis 238. 239. 240. 241.
—, über Kompositen 269. 294.
—, über Eremurus 270.
—, über Maranta 280. 281. 282.
—, über Bestäubungseinrichtungen verschiedener Arten 285. 286. 287. 288.
—, über Platzwechsel zwischen Antheren und Narbe 287. 288.
Hillia longiflora 186.
Hippeastrum solandriflorum 182.
Hippocrepis 184.
Hippuris 364.
Hirn 304.
Hockinia 113.
Hoeven, Van der, 161.
Hoffer 377.
Hoffmann, H. 194. 204. 285. 312.
Hofmeister 70. 72. 73. 80. 88. 89. 105.
Hohlschuppen, Funktion 348.
Holzner 17.
Homo-Dichogamie 326.
Homogamie 40.
Homo-Heterostylie 327.
Homokline Bestäubung 151. 152.
Homomorphe Verbindungen, bei heterostylen Pflanzen 110.
—, Samenertrag 111.
Homomorphie 109.
Homostyle Blüten 152.
Homostyle Form von Primula 302. 303.
Homostylie 152. 153.
Honey-suckle 366.
Honigbiene 220.
—, Bedeutung für die Blumen 256.
—, Versuche über Farbenliebhaberei der 256.
—, Erlangung ihrer geistigen Befähigung 256.
—, Riechorgan der 380.
—, Blumenauswahl 384.
—, Farbenauswahl der 386. 387. 388.
—, fleischfressende 256.
Honigblumen, allgemein zugängliche 259. 260.
—, offene 336.
Honigdarbietung in Blüten 278.
Honigrinnen 356.
Honigverschluss 356.
Honigvögel 367. 368. 403.
Hooker, J. D. 405.
Hoppe, J. D. 66.
Hordeum 249.
— *trifurcatum* 315.
— *vulgare* 315.
— *vulgare var. nudum* 312.
Horkel 69.
Horváth, G. v. 317.
Hottonia 218. 249. 353.
— *palustris* 54. 211. 212. 217.
Houstonia 308.
— *coerulea* 212.
Hoya 126.
— *carnosa* 126. 313.
Hugonia 113.
Hüllkreise, der Blüten 89.
Hummel, Mundteile der 379.
Hummelblumen 262. 339. 340.
Hunger 313.
Huxley 344. 345.
Hybride Verbindungen, Fruchtbarkeit derselben bei Primula 221. 222.
Hydnora 180.
— *africana* 181.
Hydrangea quercifolia 180. 182.
Hydrilla ovalifolia 106.
Hydrilleen 106.
Hydrophilen (Hydrophilae) 161. 284. 293. 361.
Hydrophyllum 84.
Hymenopteren 377—391.
—, kurzrüsselige, Blumenauswahl 341.
Hyoscyamus 29.
— *aureus* 104.
Hypecoum grandiflorum 194. 204.
— *procumbens* 204. 356.
Hypericum 23. 29. 292. 354.
— *humifusum* 190.
— *perforatum* 169. 190.
Hypocyrta glabra 183.
— *strigillosa* 183.
Hyptis capitata 184.

I.

Iberis amara 204.
— *umbellata* 196. 204. 207.
Ichneumoniden 390.
Ilex Aquifolium 189. 247.
Illecebrum 106.
Illegitime Verbindungen 215. 216.
— bei heterostylen Pflanzen 110.
—, hybridenähnliche Natur derselben 221.
—, Verhalten derselben bei Primula 223. 224. 225. 226.
Imbauba 273.
Impatiens 132. 149. 249. 366.
— *Balsamina* 134.
— *barbigera* (?) 204.
— *Humblotiana* 367.
— *Noli tangere* 102. 205. 249. 333.
— *scapiflora* 185.
— *tricornis* 356.
Indigofera 103. 131. 134. 148. 184. 285.
Indusium (Sammelbecher der Goodeniaceen) 157. 294.
Inga 155.
Insekten, blumenbesuchende 209.
—, Entwickelung ihrer Blumenthätigkeit 256.
—, als unbewusste Blumenzüchter 256.
Insektenbefruchtung 363.
Insektenbesuch, der Saftblumen nach Sprengel 40—42.
—, an Kompositen 170.
—, an Blumen verschiedenartiger Honigbergung 170.
Inzucht 200.
Ipomoea 202.
— *Bona nox* 186.
— *purpurea* 164. 194. 195. 196. 197. 198. 205. 208. 319.

Ipomoea purpurea, f. Heros 200.
Irideen 154.
Irides 25.
Iris 23. 34. 148. 171. 349.
—, Bestäubung nach Sprengel 51.
— *florentina* 182.
— *germanica* 48. 182.
— *Pseud-Acorus* 266. 326. 396.
— *Xiphium* 41.
Irmisch 85.
Isaman 374.
Isnardia 364.
Isotoma 204. 373.
— *axillaris* 158. 159. 285.
— *longiflora* 185.
Ixia chinensis 18.
— *longiflora* 185.

J.

Jacquin 51. 112.
Jamin 4.
Janusia 249.
Janka, V. v. 309
Jasione montana 44. 190. 322.
Jasminum 313.
— *grandiflorum* 313.
— *officinale* 313.
Jatropha urens 18.
Jordan 93. 95.
Juglans regia 190. 326.
Juncus 147. 249.
— *bufonius* 250. 308. 309.
— *filiformis* 146.
Jungfernzeugung 90.
Juniperus 84.
Juranyi 295.
Jussieu, A. L. de 95.
Justicia ventricosa 183.

K.

Kacteen 356. 375.
Käfer 398. 399. 400. 403.
—, Blumenauswahl der 341. 400.
—, blumenbesuchende 182. 189.
— mit Schmetterlingsrüssel 256.
Käferbesuche, an Blumen 169.
Käferblumen 180.
Kalmia 154.
Kalmia latifolia 204. 375.
Kampanulaceen 77. 101. 107. 146. 149. 154. 156. 375.
Kampf um das Dasein 328.
Kängurublüte 350.
Kanthariden 399.
Kaprifikation 299. 301.
—, nach Aristoteles 5.
—, nach Theophrast 5.
—, nach Columella 7.
—, nach Plinius 9.
Kaprifikus (Caprificus) 19. 20. 298. 299. 305.
Kaprifoliaceen 357.
Karsten, G. 91.
Kartoffelsorten 315.
Karyophyllaceen 154. 343. 354.
Keimbläschen 69. 72.
Kelchblätter 83.
Kellermann 404.
Keratanthe 345.
Kerguelenland, Blüteneinrichtungen von, 402.
Kerner, A. v., 118. 321. 343. 349. 350. 351. 352. 353. 354. 355. 356. 357. 358. 359. 360. 361. 365.
Kesselfalle 34.
Kesselfallenblumen 261. 397.
Kirby 337.
Kirchner 42. 327.
Kirk 310.
Kitchener 405.
Kittelocharis 113.
Klebeeinrichtungen in Blüten 280.
Klebscheibe, Verhalten derselben bei Orchideen 98.
Klebstoffe als Schutzmittel der Blüten 354.
Kleinkerfblumen 262. 339.
Kleistogame Blüten 53. 101. 102. 149. 152. 267. 268.
—, Fruchtbarkeit derselben. 249.
Kleistogame Pflanzen 114.
—, nach Darwin 248. 249. 250. 251. 252. 253.
Kleistogamie 102. 308. 309. 310. 311. 312. 324. 363.
—, Entstehung der 251. 252.
—, Abhängigkeit von äusseren Faktoren 252. 253.
Klemmfallenblumen 261. 397.
Klemmkörper 51.
Klotzsch 92.
Knospenkern 69.
Knautia 146.
Knautia arvensis 145.
Knight, Th. Andr. 56. 64. 96. 144.
Knight-Darwin, Satz über vermiedene Selbstbefruchtung 164.
Knospenbefruchtung, bei Orchideen 121.
Knoxia 113.
— *lineata* 307.
Knuth, P. 45.
Kny 303.
Koccinelliden 399.
Koch, W. D. J. 109.
Kohlsorten, verbastardierte 207. 208.
Köhne 304. 310.
Kolbe 386. 388.
Koleopteren 180. 398. 399. 400.
Kolibribesuche an Blumen 160. 366. 367.
Kolibris 161. 182. 183.
Kölreuter, J. G. 20 bis 32. 92. 143. 191. 193. 332.
—, über den Pollen 22.
—, über die Befruchtung 22.
Kompositen 101. 104. 107. 146. 149. 154. 158. 159. 170. 189. 260. 261. 269. 289. 294. 322. 354. 379. 380. 382.
Koniferen 154. 283.
Konopiden 335. 395. 396. 397. 398.
—, Blumenauswahl 341.
Korollentaubefruchtung 362. 363.
Korpuskulum 72.
Korrelation, zwischen Blumen und Blumenbestäubern 144.
Korrelationsproblem 165. 166.
Kräpelin 395.
Krause, E. 255. 335. 376. (s. a. C. Sterne)
Kreuzbefruchtung, nach Fournier 107.
—, Mittel der 205.
Kreuzung, grössere Fruchtbarkeit der Nachkommen aus —, 164.
— mit einem frischen Stamm, Einfluss derselben 195 196.
—, Wirkung der 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203.

Kreuzung, im Verhältnis zu Selbstbefruchtung 318. 319. 320.
—, Vorteile der 328.
Kronfeld 16.
Kruciferen 147. 190. 260. 289.
Krümmungsbewegung der Pollinien bei Orchideen 98.
Kuckucksbienen 384. 385.
Kuhn, M. 113. 324.
Kuliciden 396.
Kulturvarietäten,selbstfertile 200.
Kulturversuche über Variation 312. 313. 315. 316. 317.
Kuntze, O. 361. 362. 363.
Kürbispflanzen, Bestäubung nach Kölreuter 26.
Kurr 74.

L.

Labiaten 132. 149. 154. 155. 171. 278. 339. 343. 349. 354. 355.
Labiatifloren 132. 156. 262.
Labillardière 106.
Lachenalia pendula 182.
Lactuca augustana 354.
— *sativa* 205. 208. 354.
Lagerstroemia 113. 269.
Lallemantia canescens 183.
Lamarck 75. 95.
Lamium 48. 183. 249.
— *album* 47.
— *amplexicaule* 114. 149. 268. 309. 312. 316.
— *bifidum* 103,
— *cryptanthum* 103.
Langgriffige Stammform, bei heterostylen Pflanzen 306. 307.
Lantana 273.
Larix 161.
Lathraea 353.
— *Squamaria* 71,
Lathyrus 103. 249.
— *grandiflorus* 204.
— *Nissolia* 205. 251.
— *odoratus* 199. 205.
Laurentia 373.
Lavandula 169.
Layard 3.
Lechea 249.
Lecoq, H. 77. 107. 108.
Ledum 354.
Leersia 249. 308.
— *oryzoides* 114. 250.
Leeuwenhoek 16.
Leeuwenhoekia pusilla 76.
Leggett 373. 405.
Legitime Verbindungen 214. 215. 216.
— bei heterostylen Pflanzen 109.
Leguminosen 130. 131. 132. 149. 154. 155.
Leitungsgewebe 294.
Lemna 106.
Leonotis ovata 368.
Leonurus heterophyllus 354.
Lepidium 169.
Lepidopteren 391—395.
Leptosiphon androsaceus 205.
Leptura 399.
Lepturiden 399. 400.
Leschenaultia 294.
— *formosa* 204. 294.
Lespedeza 249.
Lesson 161.
Leucadendron grandiflorum 186.
Leucojum vernum 47. 189.
Leucopogon Fraseri 375.
Leucosmia Burnettiana 212.
Leucospermum conocarpum 368.
Levaillant 161.
Liebenberg 313.
Ligustrum vulgare 182.
Liliaceen 275. 343. 362. 363. 372.
Lilium Buchenavii 313.
— *bulbiferum* 313. 394.
— *canadense* 313.
— *chalcedonicum* 186. 355.
— *croceum* 186. 237. 313. 314.
— *longiflorum* 184.
— *Martagon* 49. 186. 270. 356.
— *superbum* 105.
Limnanthe 345.
Limnanthemum 106. 113. 213.
— *indicum* 212.
Limnanthes Douglasii 198. 205. 208.*)
Limodorum abortivum 311.
— *falcatum* 185.
Linaria 48. 132. 171. 183. 249. 251. 355.
— *chalepensis* 185.
— *vulgaris* 194. 198. 204.
Lindley 73. 76. 99. 112.
Link 58.
Linnaea borealis 354.
Linné, C. 101. 300. 325. 327.
—, über die Geschlechtsorgane der Blüte 17.
—, über Pflanzenbastarde 18.
—, über Selbstbestäubung 18.
—, über Bestäubung von Vallisneria 18. 19.
—, über Bestäubung von Ficus 18.
—, über Nektarien 20.
Linum 104. 113. 147. 192. 213. 285.
—, Dimorphismus der Blüten 108. 109.
— *flavum* 212. 213.
— *grandiflorum* 109. 211. 212.
— *perenne* 109. 110. 211. 212.
— *usitatissimum* 149. 204. 315.
Lipostoma 212. 272.
Lippenblumeneinrichtungen 183.
Lisianthus acutangulus 182.
Lissanthe 345.
Listera 168. 183.
— *ovata* 54. 124. 262. 354. 400.
Listrostachys Pescatoriana 370.
Litorella lacustris 83.
Lloydia 291. 336.
Loasa 189.
Lobelia 24. 79. 373.
— *cardinalis* 367.
— *Dortmanna* 373.
— *Erinus* 159.
— *fulgens* 193. 198. 204.
— *ramosa* 199. 204.
Lobeliaceen 146. 149. 154. 158. 159. 183. 373. 375.
Lobelius 12.
Lobostemon montanum 368.
Lochnera rosea 127. 128.
Lodiculae, Funktion 45.
Loew, E. 28. 324. 327. 342.
Lonicera 147.
— *alpigena* 262.

*) An dieser Stelle irrtümlich als *Limnanthemum Douglasii* aufgeführt.

Lonicera Caprifolium 171. 185.
— *longiflora* 185.
— *Periclymenum* 171. 185.
— *sempervirens* 185.
Lopezia 285.
— *coronata* 134. 135.
— *miniata* 286.
— *racemosa* 103.
Lophante 345.
Loranthus Colensoi 368.
— *macranthus* 186.
Loriculi 367.
Lotus 184. 378.
— *corniculatus* 131. 204.
Lubbock, J. 377. 386. 405.
Luculia 113.
Ludwig, Fr. 45. 297. 309. 313. 315. 326. 327. 369. 370. 375 376.
Lupinus 53. 184.
— *luteus* 205. 208.
— *pilosus* 205.
Luzula 132. 151.
— *albida* 336.
— *lutea* 259. 336.
Lycaena 394.
Lycaeniden 391.
Lycaste aromatica 370.
— *Skinneri* 370.
Lychnis 84. 107. 372. 394.
— *diurna* 185. 266.
— *vespertina* 171. 185. 266.
Lyciden 399.
Lycium 20.
— *tubulosum* 368.
Lycopus 267.
Lynch, Irwin 372. 373. 404.
Lysimachia nummularia 313.
— *vulgaris* 167. 265. 323.
Lysipoma 373.
Lythraceen 304. 310.
Lythrum 147. 192. 218. 219. 260. 304.
— *acinifolium* 304.
— *flexuosum* 304.
— *Graefferi* 110.
— *maculatum* 304.
— *maritimum* 304.
— *nummularifolium* 310.
— *rotundifolium* 304.
— *Salicaria* 113. 167. 211. 213. 214. 215. 218. 219. 220. 242. 269. 303. 304. 326.
—, Trimorphismus der Blüten 109.
Lythrum, Verhalten der legitimen und illegitimen Nachkommen 230.
—, Fruchtbarkeit der verschiedenen Formen 231.
—, Gröfse der Pollenkörner 232.
—, Vererbung des Blütencharakters 239.
— *thesioides* 310.
— *thymifolium* 110.
— *virgatum* 304.

M.

Mac Arthur 204.
Mac Leod 342. 385. 406.
Macroglossa 392. 393.
— *stellatarum* 392.
Macropis 382.
— *labiata* 167.
Macrosilia 273.
— *Cluentius* 273. 392.
Macrotomia perennis 308.
Magnolia 154. 180. 181.
— *grandiflora* 160.
Magnus, P. 297.
Mahonia 104.
Makromyiophilae 180.
Makromyiophile Blumen 188. 189.
Makrosporangium 89.
Malachius 399.
Malakophilae 180. 362.
Malakophile Blüten 160.
Malpighi 68.
—, über den Pflanzenembryo 13.
Malpighiaceen 273.
Malva rotundifolia 266. 312.
— *silvestris* 36. 266.
Malvaceae 25. 132. 146. 278.
Malvastrum angustum 312.
Malvaviscus 367.
Mamme 298. 299.
Mammoni 298. 299.
Mandragora 147.
Manettia 160.
Maranta, Bart. 12.
Maranta 184. 280. 281. 282.
— *discolor* 282.
— *zebrina* 280. 281. 282.
Marantaceen 279. 280. 282. 351.
Marcgravia 186.
— *nepenthoides* 160.
Marcgraviaceen 154. 159. 292.
Marion 372.
Marrubium 172.
— *peregrinum* 355.
Marshall 405.
Martha fragrans 139. 140.
Martindale 405.
Martinsia 249.
Martynia 132.
— *proboscidea* 31.
Massonia ensifolia 185.
Matricaria 169.
Maulesel, botanischer 20.
Maxillaria 193.
— *rufescens* 311.
Maximowicz 406.
Mayer, P. 390.
Mayr, G. 390.
Medicago 103. 131. 134. 148. 184. 378.
— *falcata* 318.
— *lupulina* 205.
— *media* 318.
— *sativa* 318.
Medicus, F. K. 32.
Meehan, T. 144. 193. 270. 308. 309. 312. 313. 314. 405.
Megachile 381. 385.
— *centuncularis* 220.
Megachiliden 385.
Megaclinium 76.
— *falcatum* 76.
Melandryiden 403.
Melandryum 20. 356.
Melastomaceen 184. 373.
Melecta 385.
Melianthus comosus 368.
— *Dregeanus* 368.
— *major* 368.
Meligethes 353. 399.
Melilotus officinalis 204.
Meliphaga 161.
Meliphagiden 161. 179. 368.
Meliponen 272.
Melitaea 338. 391. 394.
Melitta 337. 341. 378.
Melittis Melissophyllum 292.
Melittophilae 179.
Melittophile Blumen 189.
Melochia parvifolia 308.
Melolonthiden 403.
Melyriden 399.
Menière 105.
Mentha 103. 260. 266. 360.
Menyanthes trifoliata 212. 327. 355.
Mercurialis annua 15.
Mesembryanthemeen 356.
Mesospinidium sanguineum 370.

Metamorphosenlehre 81. 84. 85.
Methonica 186.
— *superba* 105. 130. 186.
Metrosideros 350.
— *lucida* 367.
— *speciosa* 187.
Mettenius 80.
Meum 336.
Meyen 69. 73. 106.
Meyenia erecta 373.
Meyer, Edm. 5.
Meyer, Ernst Heinr. Friedr. 4. 6. 7. 10. 11. 12. 13.
Micheli, P. Ant. 106.
—, über Vallisneria 19.
Microstemma 189.
Mikrohymenopteren 188.
Mikromelittophil 180.
Mikromyiophilae 179.
Mikromyiophile Blumen 181.
Mikropyle 68.
Mikrosporangium 89.
Milchsaft, als Schutzmittel gegen Ameisen. 354.
Milne, Th. 64.
Mimosa 155.
Mimoseen 154. 155. 350.
Mimulus 105. 132. 202.
— *luteus* 164. 194. 196. 197. 198. 199. 200. 205. 207. 208. 319. 322. 333.
— *Tilingii* 374.
Mirbel, Ch. F. 67.
Mirabilis 20. 76.
— *Jalapa* 186.
Missbildungen der Blütenteile 87.
Mitchella 113.
— *repens* 211. 212.
Mitella 142.
Mittelschläge 92.
Mittelspecies 92.
Mohl, H. v. 70. 71. 73. 80. 101.
Mohn 28.
Moehringia muscosa 261. 338.
Moggridge, J. T. 116. 405.
Mollia 269.
Monachanthus 272.
— *viridis* 100.
Monarda ciliata 374.
Monochaetum ensiferum 204.
Monochoria (*Monocharia*) 249.
— *vaginalis* 249. 310.
Monöcie 153. 268. 325.
Monoklinen 146.
Monökodimorphie 109.
Monopsis debilis 373.
— *lutea* 373.
Monconys, Balth. de, über Ficus 20.
Monomorphe Individuen 324.
Monotropa 353. 354.
Moore 311. 404. 405.
Moquin-Tandon 86. 106.
Mordella 399.
Mordelliden 399. 403.
Mori 405.
Morina elegans 286. 287.
Morinda 305.
Morland, Sam., über Pflanzenbefruchtung 16.
Mormodes 105.
Morren, Ch. 76.
Moseley 367. 402.
Mulder 75.
Murray 404.
Murraya 373.
Musa 363. 368.
Musaceen 279.
Musciden 180. 395. 396. 397.
Mussaenda 305.
Mutisieen 186.
Müller, über Insektenhilfe bei der Bestäubung kastrierter Tulpen 17.
—, F. v. 368.
—, Fritz, 145. 164. 191. 194. 204. 206. 212. 267. 273. 294. 366. 371. 376. 394. 400. 404. 406.
—, Fritz, über direkten Einfluſs der Bastardierung auf die Frucht 118.
—, Fritz, über Posoqueria 139. 140.
—, Fritz, über Kolibribesuche an Blumen von Combretum, Passiflora u. a. 160.
—, Fritz, über giftähnliche Wirkung des eigenen Pollens 193.
—, Fritz, über Heeria 269.
—, Fritz, Arbeiten von 271. 272.
—, Fritz, über brasilianische Blumen und Insekten 273.
—, Fr., über Ficus 298. 300.
—, Herm. 145. 154. 191. 211. 212. 220. 270. 319. 326. 365. 369. 399. 400. 406. 407.
—, Herm., Beobachtungen an westfälischen Orchideen 121. 122. 123. 124.
Müller, Herm., über die Anwendung der Darwinschen Theorie auf Bienen 163.
—, Herm., über die Befruchtung der Blumen 162. 163. 164. 165. 166. 167. 168. 169. 170. 171. 172 173. 174. 175. 176.
—, Herm., über Delpino's Blumentypen 190.
—, Herm., Schriften über die Einrichtungen alpiner Blumen 256.
—, Herm., Schriften über Anpassungen der blumenbesuchenden Insekten 256.
—, Herm., über Alpenblumen 257.
—, Herm., über Hummel- und Falterblumenformen bei Primula farinosa 264.
—, Herm., über Variationen der Blütengröſse und der Geschlechterverteilung 265 ff.
—, Herm., über Diöcie bei Centaurea Jacea 269.
—, Herm., über Lloydia 291.
—, H., über die homostyle Form von Primula 303.
—, H., über Entwickelung der Blumenfarben 333. 334. 335.
—, H., über Biologie der Apiden 376.
—, H., über Dasypoda 379.
—, W. H. 377.
Myanthus barbatus 100.
Myers 405.
Myiophilae 179.
Mylabris 399.
Myosotis 171. 260. 337.
Myosurus minimus 265.
Myriophyllum 364.
Myrmecodia 324.
— *echinata* 310.
Myrmekophile Pflanzen 284.
Myrmica 358.
Myrtaceen 350. 364.

N.

Nachtblumen 39. 185.
Nachtfalterblumen 263.
Nachtschwärmerblumen 179. 264.
Nadelhölzer 72. 81.
Nägeli 73. 80. 365.
Napoleona imperialis 187.

Narbe 17.
—, Abgrenzung derselben nach Kölreuter 23.
—, Reizbarkeit derselben nach Kölreuter 31.
—, reizbare 105, von Utricularia 287.
—, anatomischer Bau der 293. 294.
Narbenpapillen, bei trimorphen Pflanzen 214.
Narcissus 20. 84.
— *junciflorus* 356.
— *Pseudonarcissus* 182.
— *Tazetta var. algerica* 308.
Naturphilosophie, Einflufs der 58. 59.
Naudin 94.
Nectarinia 161. 368.
Nectariniiden 367.
Needham, über den Pollen 22.
Nees v. Esenbeck, C. G. 58. 59.
Neesaea s. Nesaea.
Negundo 161.
Nektar, bienenschädlicher 48.
Nektarflüssigkeit, Beschaffenheit der, nach Kölreuter 29.
Nektarien 74. 278. 291. 343.
—, nach Linné 20.
—, der Grasblüten, nach Sprengel 45.
Nelumbium 181.
Nemognatha 400.
Nemophila insignis 198.
— *maculata* 312.
Nenga 372.
Neotinea intacta 100.
Neottia nidus avis 117.
Nepenthes 160.
Nepeta 263. 266.
— *nuda* 263.
Nerieen 129.
Nerium 84.
— *odorum* 371.
— *Oleander* 129.
Nesaea 310.
— *verticillata* 110. 213.
Neubert 313.
Neurocarpum 249.
Neuropteren 341. 398.
Neu-Seeland, Blüteneinrichtungen von 402. 403.
Nicholson 404.
Nichtdichogamen 147.
Nicotiana 20. 29. 64. 200.
— *fruticosa* 18.
— *Langsdorfii* 182.
— *noctiflora* 186.
Nicotiana paniculata 62.
— *persica* 186.
— *rustica* 62.
— *rustica* × *paniculata* 20. 21.
— *tabacum* 198. 199. 205.
Nierembergia calycina 185.
Nigella 37. 101. 105. 187. 278. 355.
— *arvensis* 187.
— *damascena* 187. 313.
Nigritella 340. 350.
Nitiduliden 399.
Noctuiden 372. 403.
Nolana prostrata 198. 205.
Norantea 160.
— *guyanensis* 187.
Notbefruchtung 364.
Notylia 193.
Nowaja-Semlja, Blüteneinrichtungen in 402.
Nucleus 68.
Nuttall 106.
Nyctaginia 249.
Nymphaea 106. 180. 181. 204. 353.
Nymphaeaceen 181.

O.

Ocymum 156.
— *basilicum* 184.
Odynerus 390.
Oedemeriden 399.
Oedogonium 80.
Oenothera 29. 83. 105. 280.
— *anomala* 186.
— *biennis* 39.
— *caespitosa* 186.
— *grandiflora* 356.
— *longiflora* 186.
— *missouriensis* 186.
— *sinuata* 367.
Oetker 293.
Ogle 405.
Ogliazione 7.
Oldenlandia sp. 212.
Oleaceen 283.
Olibrus 399.
Onagraceen 146. 280.
Oncidium 193. 314.
— *divaricatum* 116.
— *Lemonianum* 313.
— *sphacelatum* 116.
Onesia 396.
Ononis 184. 249.
— *columnae* 250.
— *minutissima* 198. 205. 249.
Ononis parviflora 250.
Onosma 350.
Ophelia 345. 355.
Ophiorrhiza 113.
Ophrydeen 98.
Ophrys 132.
— *apifera* 100. 117. 124. 144. 149. 205.
— *arachnites* 117.
— *aranifera* 117.
— *insectifera* 117.
— *muscifera* 124. 261. 270. 333. 397.
— *scolopax* 116. 117.
Opuntia 25.
— *leptocaulis* 312.
Orchideen 76. 98. 99. 100. 114. 115. 116. 117. 118. 119. 120. 121. 122. 123. 124. 132. 148. 154. 172. 176. 182. 204. 205. 279. 280. 285. 311.
—, Bestäubung nach Sprengel 53. 54.
Orchis 54. 69. 73. 86. 98. 168. 183. 263. 280.
— *fusca* 124.
— *globosa* 263.
— *latifolia* 34. 53. 124. 260.
— *maculata* 124.
— *mascula* 98. 118.
— *militaris* 118. 124.
— *Morio* 34. 105. 118. 124.
— *pyramidalis* 124.
— *ustulata* 263.
— *variegata* 124.
Origanum 260. 266.
— *vulgare* 196.
Ornithogalum arabicum 182.
Ornithophile Blüten 160. 182. 183. 184. 186. 187.
Ornithophilen 366. 367. 368.
Ornithopus 263.
— *perpusillus* 261.
Ornus 283.
Orobanche 183. 353.
Orobancheen 154. 155.
Orthopteren 341. 398.
Oryza clandestina 114. 149.
Osmia 381. 385.
— *adunca* 167.
— *caementaria* 167.
Otomeria 304.
Ottavi 292. 317. 405.
Oxalis 112. 147. 149. 249. 250. 251. 285.
— *Acetosella* 102. 103. 219. 249. 325. 337.
— *articulata* 219. 240. 241.

Oxalis bifida 219.
— *Bowiei* 219. 239. 240. 242.
— *brasiliensis* 219.
— *carnosa* 219. 240. 241. 242.
— *catherinensis* 219. 239. 240. 242.
— *cernua* 219.
— *compressa* 213. 219.
— *Coppeleri* 219.
— *corniculata* 112. 219.
— *crassipes* 219. 240.
— *Deppii* 219.
— *flabellifolia* 219.
— *Hernandezii* 239.
— *hirta* 219.
— *incarnata* 219. 240. 241. 242.
— *Lasiandra* 219. 239. 240. 241.
— *lobata* 219. 240. 242.
— *Majoranae* 219.
— *micrantha* 112. 149.
— *obtusa* 219.
— *Oregana* 219.
— *pentaphylla* 219. 240.
— *Piottae* 219. 240.
— *Regnelli* 213. 217. 218. 219. 232. 239.
— *rosea* 113. 213. 219. 240. 242.
— *sensitiva* 112. 149. 213.
— *Smithii* 239. 240.
— *speciosa* 211. 213. 217. 218. 219. 232. 239. 242.
— *stricta* 112. 219.
— *tetraphylla* 219.
— *Valdiviana* 211. 213. 217. 218. 219. 232. 239. 242.
— *versicolor* 219.
— *Vespertilionis* 219.
— *violacea* 240.
Oxlip 221. 222.
Oxyanthus 179.
— *speciosus* 186.
— *tubiflorus* 186.
Oxybaphus 249.
Oxytropis 350.

P.

Pachira 187.
Pachysandra 350.
Pachyta 399.
Packard 370.
Paeonia 132. 133. 181.
Paliurus aculeatus 189.
Palmen 162. 299. 372.
Pancratium cariboeum 313.
Pancratium illyricum 185.
— *maritimum* 185.
Pandanus 299.
Panorpa 398.
Panurgus 378. 379.
Papaver 44. 132. 133. 169. 259. 292. 312.
— *alpinum* 194. 204. 313. 336.
— *argemonoides* 204.
— *dubium* 315.
— *orientale* 190.
— *Rhoeas* 190. 313. 387.
— *somniferum* 204. 313.
— *vagum* 204. 208.
Papaveraceen 132.
Papilionaceen 101. 154. 172. 262. 339. 340. 356. 374. 382.
—, Bestäubungseinrichtungen nach Sprengel 52. 53.
—, honiglose 263.
—, monadelphische 263.
Papilioniden 392.
Paradisia 340.
Parietaria 25. 147. 162.
— *officinalis* 325.
Paris 23. 398.
— *quadrifolia* 260. 261.
Parish 404.
Parnassia 46. 52. 154. 168. 292. 353. 355.
— *palustris* 397.
Parnopes 390.
Parochaetus (*Parochetus*) 249.
Parona 370.
Paronychia Bonariensis 312.
Parthenogenesis 90. 295.
Parus ater 106.
Passiflora 52. 79. 105. 112. 154. 160. 187. 193. 278.
— *alata* 204.
— *coerulea* 132. 187. 204.
— *edulis* 204.
— *gracilis* 198. 204.
— *incarnata* 367.
— *laurifolia* 204.
— *princeps* 186.
— *quadrangularis* 204.
— *racemosa* 204.
Passifloreen 132.
Passionsblume 20.
Pastinaca 169.
Patton 376. 405.
Pavia rubra 184.
Pavonia 249.
— *hastata* 252. 309.
— *praemorsa* 252.
Pax 89.
Payer 88.
Pedagnuoli 299.
Pedicino 282. 405.
Pedicularis 148. 183. 285. 350.
— *recutita* 354.
— *silvatica* 71. 134.
— *tuberosa* 339.
— *tubiflora* 356.
— *verticillata* 339.
Pelargonium 107. 132. 367.
— *lobatum* 185.
— *nocturnum* 185.
— *rutaefolium* 184.
— *zonale* 196. 204.
Pelorien 87.
Pemphis 113.
— *acidula* 304.
Pentachondra pumila 375.
Pentanisia 304.
Pentas 304.
— *carnea* 307.
Pentstemon gentianoides 323. 324. 356.
— *Hartwegi* 323. 324.
Peplis 310.
Periploca 313.
— *graeca* 127. 189. 313.
Periploceen 132.
Perisperm 69.
Persoon 55. 97.
Petasites 46.
— *officinalis* 327.
Petunia violacea 196. 197. 198. 199. 204.
Pfeffer 75.
Pfitzer 370.
Pflanzenbastarde, nach Linné 18.
Pflanzengeschlecht, nach Aristoteles 4. 5.
—, nach Theophrast 5.
—, nach Plinius 7. 8. 9.
—, nach Dioskorides 10.
—, nach Cesalpini 13.
Pflanzenindividuum 82.
Pflanzenteratologie 86.
Phaca 350.
Phajus tetragonus 370.
— *villosus* 311. 369.
Phalacriden 399.
Phalacrus 399.
Phalaris 297.
Phaseoleen 184.
Phaseolus 53. 96. 131. 317.
— *Caracalla* 131.
— *multiflorus* 204.
— *vulgaris* 96. 205.
— *vulgaris sphaericus haematocarpus* 316.

Philodendron bipinnatifidum 369.
Philotheca australis 373.
Phormium tenax 368. 372.
Phrynium 184.
Phygelius capensis 356.
Phyllachne sedifolia 375.
Physalis atriplicifolia 355.
Physianthus 126.
— *albens* 125. 370.
Physiologische Blütenvorgänge 365.
Physogeton 105.
Physostemon 185.
Phyteuma 349. 350. 356. 394.
— *hemisphaericum* 353.
Pieriden 392.
Pieris 273.
Pilea 293.
Pimelea Hendersoni 190.
— *hispida* 189.
— *spectabilis* 189.
Pimpinella rubra 336.
Pinguicula 141. 151. 183. 354.
— *alpina* 261. 286. 288. 338. 397.
Pinus 84. 161.
Pirola 337.
Pistacia Lentiscus 162.
Pistazie, Bestäubung nach Boccone 13.
Pistillum 17.
Pisum sativum 205.
— *sativum* × *Vicia sativa* 64.
Plantae hybridae 20.
Plantagineen 162.
Plantago 132. 147. 176. 297.
— *lanceolata* 248. 297.
— *media* 259. 326. 336.
Platanthera 98. 114. 122. 171. 264.
— *bifolia* 98. 122. 185. 353.
— *chlorantha* 122. 185.
— *dilatata* 114.
— *Hookeri* 114.
— *hyperborea* 114.
— *solstitialis* 122. 124.
Platzwechsel zwischen Antheren und Narbe 287. 288.
Plectranthus 278.
— *fruticosus* 156. 374.
Pleiontismus 190.
Pleogamie 327.
Pleomorphe Individuen 326.
Pleroma 204.
Plinius Secundus, C. über Pflanzengeschlecht 7. 8. 9.
—, über Bestäubung der Dattelpalme 8.
Plinius Secundus, C. über Kaprifikation 9.
Plumeria 185.
Plumerieen 129.
Poinciana 104. 155.
Polanisia 132. 133.
Polemoniaceen 374.
Polemonium 29. 337.
Polistes 339. 389.
Pollen 72. 73.
—, doppelte Wirkung des 117.
—, giftähnliche Wirkung des eigenen auf die Narbe 192.
—, Präpotenz des fremden 207. 208.
Pollenabladevorrichtungen 278.
Pollenaufladeeinrichtungen 278.
Pollenblumen 44. 259. 336.
—, Insektenbesuch 341.
Pollenkörner, Gröfse derselben bei heterostylen Pflanzen 211. 212. 213.
—, verschiedene Gröfsenstufen derselben bei Lythrum und Oxalis 232.
Pollenreiche Blüten 169.
Pollenschlauch 67.
Pollenschutz 348. 349. 350. 351.
Polyanthus 222. 223.
Polycarpon tetraphyllum 309.
Polygala 132. 144. 249. 337. 339.
— *mixta* 184.
— *myrtifolia* 154. 184.
— *vulgaris* 133.
Polygaleen 132.
Polygamie, monöcische 326.
—, triöcische 327.
Polygonum amphibium 353.
— *Fagopyrum* 211. 212. 229.
— *orientale* 104.
Polyöcie 326. 327.
Polyommatus 394. 402.
Polystachya luteola 311.
— *zeylanica* 311. 369.
Pomeranze 29.
Pontano, G. 8.
Pontedera, G. 300.
—, über Bestäubung der Dattelpalme 15.
Pontederia 213. 272.
— *azurea* 184.
— *crassipes* 272.
Pontederiaceen 249. 310. 374.
Poranthera 104.
Portlandia 179.
— *grandiflora* 186.
Portulaca oleracea 312.
Posidonia 161.
Posoqueria 271.
— *fragrans* 139. 140.
— *versicolor* 186.
Potamogeton 106. 147. 151.
— *perfoliatus* 146.
Potentilla 190. 260. 278. 337.
Poterium 107. 283.
Potonié 42. 297. 309.
Potts 367. 405.
Poulsen 292.
Powell 376. 389. 405.
Prasophyllum fimbriatum 370.
Pratia 373.
— *angulata* 375.
Primula 97. 98. 110. 147. 192. 221. 263. 285. 340. 350. 354. 382. 406.
— dimorphe Arten 111.
— homostyle Form 302. 303.
— *acaulis* 217. 218. 224. 229.
— *acaulis* × *officinalis* 221. 222. 223. 228.
— *acaulis* ♀ × *P. officinalis var. polyanthus* ♂ 222.
— *Auricula* 111. 211. 226.
— *cortusoides* 211.
— *elata* 111.
— *elatior* 210. 217. 226. 270. 302. 303. 326.
— *farinosa* 111. 211. 226. 264. 265. 266. 326.
— *involucrata* 211.
— *longiflora* 111. 356.
— *mollis* 111. 205.
— *officinalis* 97. 225. 226. 227. 228. 229.
— *scotica* 111. 204.
— *sibirica* 111.
— *sikkimensis* 211.
— *sinensis* 110. 111. 113. 211. 217. 224. 226. 229.
— *veris* 111. 210. 211.
— *verticillata* 111.
— *vulgaris* 210. 211. 224.
Pringle 309. 405.
Pringlea antiscorbutica 293. 402.
Pringsheim 80.
Prodoxus decipiens 371.
Profichi 298.
Profico 298.
Pronuba 395.
— *maculata* 371.
— *synthetica* 371.

Pronuba Yuccasella 371.
Prosopanche Burmeisteri 181.
Prosopis 169. 377. 385.
Prostanthera 184.
Protandrie (Proterandrie) 39. 278. 325.
Protea acuminata 186.
— *grandiflora* 368.
— *incompta* 368.
— *latifolia* 186.
— *lepidocarpon* 368.
— *longiflora* 186. 368.
— *mellifera* 186. 368.
— *Scolymus* 368.
— *speciosa* 186.
Proteaceen 154. 350.
Protogynie (Proterogynie) 40. 139. 153. 154. 278. 325.
Prunella 266.
— *vulgaris* 151.
Psen 4. 19.
Psithyrus 385.
Psychoden 169. 179. 396.
Psychotria 305.
— *aurantiaca* 305.
— *expansa* 307.
— *montana* 307.
— *perforata* 307.
— *sarmentosa* 307.
Ptelea 373.
Pterocheilus 390.
Pterostylis 76. 403.
— *longifolia* 370.
Ptiniden 399.
Ptychanthe 345.
Pulmonaria 147. 285. 382.
— *angustifolia* 211. 212. 307.
— *officinalis* 110. 211. 212. 217. 219. 229. 306.
Pulsatilla 74. 350.
Pumpenapparate 278.
Purkinje 73.
Pyraliden 391.

Q.

Quercus 84.
Quisqualis indica 185.
Quoy 160.

R.

Radiola 364.
Radlkofer 171.
Rafflesia 72. 180. 181.
Rafflesiaceen 154. 397.
Ramondia 356.
Randia 179.
— *Bowieana* 186.
— *uliginosa* 308.
Ranunculaceen 104. 132. 343. 356.
Ranunculus 190. 260. 278. 337. 350. 387.
— *acris* 204.
— *aquatilis* 106. 149. 267.
— *glacialis* 337. 353.
Raphanistrum arvense 313.
Raphanus sativus 204.
Raspail 73.
Raupen 353.
Ravenala madagascariensis 368.
Ravenia 373.
— *spectabilis* 183.
Ray, über Staubgefäfse 14.
Redfield 405.
Regel 94.
Reibeapparate 278.
Reichenbach, H. G. 118.
— fil. 311.
Reinke, J. 293.
Reinwardtia 113.
Reizbewegungen der Blütenteile, nach Kölreuter 30.
Requien 93.
Reseda 169.
— *lutea* 204. 206.
— *odorata* 194. 204. 206.
Restiaceen 162.
Revolverblüten 356.
Reyesia 104.
Reynier 4.
Rhamnus 259.
— *catharticus* 189. 247.
— *Frangula* 189.
— *lanceolatus* 247.
Rhamphomyia 396. 397.
Rhexia glandulosa 204.
— *virginica* 373.
Rhinanthus 172.
— *Alectorolophus* 265. 340.
— *crista galli* 265.
— *major* 183. 266.
— *minor* 266.
Rhingia 397.
— *rostrata* 396.
Rhipogonum 274. 275. 283.
Rhododendron 184. 263.
Rhodoleja Championi 190.
Rhodora canadensis 375.
Rhodospatha 369.
Rhus 189.
— *Cotinus* 268.
— *typhina* 267.
Rhynchoglossum zeylanicum 183.
Rhynchospermum (Rhynchodia) 129.
— *jasminoides* 129. 286.
Ribes alpinum 189. 267.
— *rubrum* 189.
— *speciosum* 182.
Ricasoli 405.
Ricca 394. 405.
Richardia aethiopica 351.
Ricinus 24.
Rigidella flammea 182.
Riley 371. 405.
Rimpau 313.
Riocreuxia torulosa 181.
Robinia 184.
— *viscosa* 354.
Röper, J. 13.
Rohdea 188.
— *japonica* 160. 180. 188. 322.
Rohrbach P. 118.
Rollandia 373.
Romulea Bulbocodium 313.
Rosa 92. 169, 259. 293.
— *alpina* 336.
— *bengalensis* 190.
— *damascena* 190.
Rosen, F. 201.
Rosaceen 283. 356.
Roscoea purpurea 183. 372.
Rotala 310.
— *floribunda* 304.
— *mexicana* 310.
— *myriophylloides* 304.
— *occultiflora* 310.
— *stagnina* 310.
Rotiferen 296.
Roucheria 113.
Roupellia grata 129.
Roxburgh 106.
Rubiaceen 283. 304. 305.
Rubus 92. 190.
— *saxatilis* 337.
Ruellia 249.
— *clandestina* 101.
— *lilacina* 185.
— *macrophylla* 184.
Rüsselkäfer 399.
Rulingia 373.
Rumex 162.
Ruppia 161.
Rusby 375. 404. 405.
Ruscus aculeatus 189.
Russell, J. C. 405.
Ruta 101. 169. 373.
— *graveolens* 24. 398.
Rutaceen 373.

S.

Sabbatia angularis 375.
Sachs. J. 12. 13. 14. 15. 17.
Saftblumeneinrichtungen, nach Sprengel 36.
Saftdecke, nach Sprengel 37.
Saftdrüsen, nach Sprengel 36.
—, der Kruciferen 270.
Safthalter, nach Sprengel 36.
Saftmal, nach Sprengel 38.
Saftmaschinen, nach Sprengel 37.
—, von Parnassia 52.
Sageret 66.
Sagina 364.
Sagittaria 24.
Salix 92. 260. 350. 378. 389.
— *daphnoides* 354.
Salvia 103. 108. 132. 147. 171. 176. 202. 249. 272. 285. 373.
—, Einrichtung der Konnektive nach Fournier 104.
— *aurea* 368.
— *carduacea* 374.
— *cleistogama* 250. 268.
— *coccinea* 183. 198. 204.
— *fulgens* 183.
— *gesneriaefolia* 367.
— *glutinosa* 136. 183. 339.
— *Heerii* 367.
— *hirsuta* 138. 144. 149.
— *Horminum* 315.
— *lanigera* 309.
— *nilotica* 137.
— *nutans* 137.
— *patens* 137. 138.
— *pratensis* 50. 136. 138. 183. 266. 297. 339.
— *splendens* 183. 367.
— *Tenori* 204.
— *triangularis* 137.
— *tubiflora* 137.
— *verticillata* 137.
Sambucus 182.
Samenanlagen 68.
—, der Koniferen 72.
Samenfeigen, Herkunft nach Varro 6.
Samenkorngewicht, bei Lythrum 214.
Samensprösschen (Ovulum) 84.
Sammelbecher s. Indusium.
Sanguisorba 337.
Sanseviera longiflora 185.
Sapindaceen 154.
Saponaria 84. 171.
— *officinalis* 185.
— *ocymoides* 146. 326.
Sapranthus 180.
Sapria Himalayana 181.
Saprinus 368.
Saprolegnia 80.
Sapromyiophilae 180.
Sapromyiophile Blumen 181.
Saprosma dispar 307.
— *fruticosum* 307.
Sarcochilus adversus 370.
Sarcocolla squamosa 368.
Sarcophaga 180.
Saropoda rotundata 220.
Sarothamnus 172.
— *scoparius* 198. 199. 201. 204.
Sarracenia 160.
— *purpurea* 374.
Sarraceniaceen 374.
Satureja hortensis 248.
Saturnia 394.
Satyriden 391.
Saussure, Th. de 75.
Savi 118.
Savastano 376. 405.
Saxifraga 101. 107. 142. 259. 338. 354. 398.
— *aizoides* 336.
— *Aizoon* 336.
— *androsacea* 336.
— *aspera* 336.
— *bryoides* 336.
— *controversa* 354.
— *dactylioides* 104.
— *exarata* 336.
— *granulata* 40.
— *muscoides* 336.
— *oppositifolia* 338.
— *rotundifolia* 261. 337. 338. 398.
— *Seguieri* 336.
— *stellaris* 336. 398.
— *stenopetala* 336.
— *umbrosa* 257.
Saxifragaceen 142. 154. 375.
Saxonia (?) 112.
Scabiosa 190.
— *arvensis* 167. 248.
Scaevola 294.
Schacht 71. 88.
Scheinnektarien 261. 292.
Scheinsaftblumen 34.
Schelling 58.
Schelver 59.
Schenkelsammler 381.
Schiede 66.
Schimper, K. F. 81.
Schistanthe peduncularis 184.
Schizanthus 285.
— *pinnatus* 134. 135. 184.
Schlagbaumstaminodium 356.
Schleiden 69. 80. 88.
Schlundklappen 355.
Schlupfwespen 390.
Schlupfwespenblumen 262.
Schmarda 161.
Schmarotzerbienen 384. 385.
Schmetterlinge 391—395.
—, Geruchssinn der 394.
Schmetterlingsblumen, gymnandrische 184.
—, kryptandrische 184.
Schmetterlingsblumen - Einrichtungen 184.
Schmidel 57.
Schneck 313. 405.
Schnecken 180. 353. 368.
—, als Blumenbesucher 188.
Schneckenbefruchtung 362. 363.
Schneckenblütige Pflanzen 160.
Schnetzler 369.
Schomburgk 99.
Schomburgkia 116. 249.
Schotia speciosa 368.
Schübeler 336.
Schübler 74.
Schultz, C. H. 75.
Schulz, A. 327.
Schutzmittel der Blüten 347. 348. 349. 350. 351. 352. 353. 354. 355. 356. 357. 358.
— des Pollens 348. 349. 350. 351.
Schwärmerblumen 185. 186. 264.
Schwebfliegenblumen 261.
Schwertlilie, Bestäubung nach Kölreuter 27.
Scilla bifolia 190.
Scleranthus 364.
— *annuus* 312.
Scopolia 147.
Scott, J. 112. 193. 211.
—, Bestäubungsversuche an Orchideen 116.
—, Beobachtungen über Primulaceen 111.
Scott-Elliot 368.
Scrophularia 171. 248. 374. 390.
— *arguta* 309.

Scrophularia nodosa 40. 47. 146. 262. 339.
Scrophulariaceen 132. 154. 155. 172. 182. 339. 343. 354. 355. 374.
Scudder, J. H. 115.
Scutellaria albida 356.
Secale cereale 313.
Secundinae externae 68.
Securigera 184.
Sedum 107. 260. 337.
— *dasyphyllum* 354.
— *reflexum* 104.
— *Telephium* 104.
Seerose 29.
Selaginella 89.
Selbstbefruchtung 363.
—, Vermeidung derselben, nach Knight 56.
—, nach Darwin 100.
—, zwangsweise 102.
—, mögliche oder notwendige 148. 149.
—, Wirkung der 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203.
—, Vorteil derselben über Kreuzung unter Verwandten 200.
Selbstbestäubung 31.
—, Vermeidung derselben, nach Sprengel 49.
—, Präpotenz derselben 108.
—, nach Müller 173. 174. 175.
Selbstfertile Pflanzen 194. 204. 205. 314. 315.
Selbstfertilität, bei kleinwüchsigen und kleinblütigen Pflanzen 201.
Selbststerile Pflanzen 79. 97. 193. 203. 204. 312. 313. 314.
Selektionstheorie Darwins 165. 166.
Selenipedium 181.
— *palmatum* 116.
Sempervivum 107.
— *arachnoideum* 355.
Senecio abrotanifolius 338. 394.
— *cordatus* 353.
— *cruentus* 194. 204.
— *Doronicum* 338. 353. 394.
— *vulgaris* 201.
Senecioniden 170.
Septaldrüsen 74.
Serapias cordigera 182.
Serissa foetida 307.
Serratula 248.
Sethia acuminata 212.
Sexualanlagen 295.
Sexualeinrichtungen, Einteilung der 324. 325. 326. 327.
Sexualelemente 209.
Sexualkernverschmelzung 295.
Sexualitätslehre, nach Camerarius 14.
—, Gegner und Anhänger derselben 15. 16.
—, Gegner derselben im Anfang des 19. Jahrhunderts 59. 60.
Sexualorgane, Bezeichnungsweise bei heterostylen Pflanzen 214. 215.
Sexualvariation 297.
Sexualverbindungen, Bezeichnungsweise durch Symbole 215.
Sibbaldia 336.
Sida americana 105.
Sideritis 172.
Siebold, Th. v. 90.
Silene 107. 372. 394.
— *acaulis* 266. 340.
— *ciliata* 357.
— *inaperta* 354.
— *Kitaibelii* 357.
— *longiflora* 357.
— *muscipula* 354.
— *nutans* 266. 354. 357. 358.
— *paradoxa* 357.
— *Saxifraga* 357.
— *Vallesia* 357.
Sileneen 337.
Sinapis arvensis 311.
Siphocampylus 158. 160. 285. 373.
— *bicolor* 135. 136.
— *microstoma* 183.
Skabiosen 378.
Skimmia 373.
Smilaceen 274.
Smilax 275. 276. 283.
— *aspera* 275.
Smith, J. 66. 90. 204.
—, W. G. 404. 405.
Smyrnium perfoliatum 357.
Solandra laevis 182.
Solanum 24. 169. 292.
— *amazonicum* 185.
— *dulcamara* 188.
— *lycopersicum* 188.
— *nigrum* 188. 258. 259.
— *tuberosum* 188. 204.
Soldanella 111. 350.
— *alpina* 358. 360.
Soldanella montana 358. 360.
Sollya linearis 189.
Solms-Laubach, Graf v. 4. 7. 249. 298. 310.
Somnus plantarum 20.
Sonder 112.
Sophora tetraptera 367.
Soyer-Willemet 74.
Spallanzani 59.
Sparganium 24.
Sparmannia 189.
— *africana* 76.
Spartium 184.
— *scoparium* 53.
Specularia 249. 251.
— *perfoliata* 101. 102. 149.
— *speculum* 198. 205.
Spergula 354.
— *arvensis* 311.
Spermacoce verticillata 307.
Spermakern 295.
Spermatozoiden 72.
Sphecodes 377. 385.
Sphenophoriden 372.
Sphingiden 168. 179. 185. 264. 341. 374. 392. 401.
Sphingophilae 179.
Sphingophile Blumen 186.
Sphinx Convolvuli 392. 394.
Spilogaster 396.
Spinacia 316.
Spiraea 259.
— *Aruncus* 180.
Spiranthes 114. 183.
— *autumnalis* 124.
Spitzbergen, Blüteneinrichtungen auf 402.
Sponsalia plantarum 18.
Sprague, C. J. 405.
Sprengel, Chr. Konr. 32 bis 56. 77. 79. 96. 97. 98. 101. 107. 124. 132. 134. 144. 191. 325. 332. 347.
—, Curt 72.
Sprossbildung 82.
Stachelbildungen als Schutzmittel der Blüten 354. 355.
Stachys 263.
— *recta* 263.
Stamen 17.
Staminodium, biologische Aufgabe des, bei Pentstemon 323. 324.
Stanhopea 116.
Stapelia 126. 180. 189. 249. 397.
Staphyliniden 399.
Staubblätter 84.
Staubgefäfs 17.

Stelis (Apide) 385.
— (Orchidee) 370.
— *micrantha* 370.
— *ophioglossoides* 370.
Stellaria cerastoides 354.
— *Holostea* 104
— *media* 201. 205. 267. 311.
Stemonacanthus coccineus 311.
Stempel 17.
Stenandrium rupestre 311.
Stenocarpus Cunninghami 186.
Stenospermation 369.
Stephananthe 345.
Stephanotis floribunda 126. 313.
Sterculiaceen 373.
Sterne, C. 3. 17. 20. (s. a. E. Krause.)
Sterilität, Ursache der 209.
Stigma 17.
Stigmatostalix (?) 193.
Stipa pennata 309.
Strack, F. L. 7.
Strangalia 399.
Strasburger, über Bestäubung der Gymnospermen 294.
—, über Befruchtung 295.
—, über Polyembryonie 296.
Stratiomyiden 395. 396. 397.
Stratiotes 106.
Stöcke, grofs- und kleinblumige, bei der nämlichen Pflanzenart 266. 267. 268.
Strelitzia 185.
— *augusta* 185.
— *Reginae* 160. 185. 280. 286. 368.
Streptopus amplexifolius 189.
Streumechanismen 278.
Strophanthus dichotomus 129.
Stylidieen 154. 375.
Stylidium graminifolium 76.
— *subulatum* 375.
Stylochiton hypogaeus 369.
— *lancifolius* 369.
Stylosanthes 103. 249.
Stylus 17.
Stypandra 189.
Subularia aquatica 149. 312.
Succinea 188.
Succisa pratensis 297.
Superfluie 109.
Suteria 212. 272.
Sutherlandia frutescens 368.
Sweertia 187. 345. 355.
— *perennis* 187.
Sweet, R. 64.
Sycophaga Sycomori 390.
Sykomoren 390.
Syme, G. 370. 404.
Symphoricarpus 171.
Symphytum 24. 171. 355.
Symplocarpus foetidus 181. 368.
Sympollinismus 132.
Syrphidae 257.
Syrphiden 169. 334. 335. 395. 396. 397. 398.
—, Blumenauswahl 341.
Systoechus 395.

T.

Tabaniden 396. 397.
Tabernaemontana 129.
— *echinata* 193. 204.
Tacca integrifolia 181.
Tacsonia 272.
Tagesblumen, nach Sprengel 39.
Tagfalter 403.
—, blumenbesuchende 189.
Tagfalterblumen 190. 263.
Tagschwärmerblumen 264.
Tamarix gallica 104.
Tanacetum 109.
Targioni-Tozzetti, Giov. 19.
Taubefruchtung 362. 364.
Taubenschwanz 392. 394.
Tausch 97.
Täuschblumen 261. 338. 397.
Taxineen 161.
Tecoma 313.
— *capensis* 183. 367. 368.
— *grandiflora* 313.
— *radicans* 31. 366.
Tenthrediniden 390.
Tetragonolobus 184.
Tetrapedia 273.
Teucrium 183.
— *Chamaedrys* 339.
— *montanum* 339.
— *Scorodonia* 325.
Thalassia 106.
Thalia 279. 280. 282.
— *dealbata* 184. 282.
Thalictrum 103. 176.
— *aquilegiaefolium* 336.
Thelymitra 249.
— *carnea* 311. 370.
— *longifolia* 311. 369. 370.
Theophrast, über Kaprifikation 5.
Theophrast, über Bestäubung der Dattelpalme 5. 6.
Thibaudia bracteata 182.
Thiselton Dyer 405.
Thismia Brunoniana 181.
— *clandestina* 181.
Thompson, D'Arcy, W. 257. 270. 366.
—, G. M. 309. 367. 370. 372. 375. 402.
Thottea grandiflora 189.
Thrips 353. 398.
Thunbergia alata 134.
Thuret 80.
Thymus 169. 260. 266.
— *Serpyllum* 146. 248. 266. 297.
— *vulgaris* 248.
Thysanopteren 398.
Tierblütige Pflanzen 161.
Tilia 286.
Timbal-Lagrave 118.
Tinantia undata 269.
Tineinen 371. 395.
Tinzmann 204.
Tipuliden 179. 396.
Todd 270. 308. 405.
Tofieldia 337.
Torenia asiatica 374.
Tournefort, J. P., über die Natur der Blütenteile 15.
Tozzia 183. 338.
— *alpina* 338. 397.
Trachelium 190.
— *coeruleum* 190.
Trachyandra 189.
Tradescantia erecta 311.
— *virginica* 189.
Tragopogon pratensis × *porrifolius* 18.
Trapa 106. 364.
Trelease 240. 292. 309. 366. 368. 371. 373. 374. 375. 376.
Treub 295.
Treviranus, L. C. 58. 62. 67. 68. 72. 73. 101. 131.
Trianosperma 272.
Trichius 399.
Trichodes 399.
Trichopilia 182.
Trichostema 374.
Tricoryne elatior 186.
Tricyrtis pilosa 356.
Trifolium 378.
— *alpinum* 353.
— *arvense* 205. 325.
— *incarnatum* 204.
— *repens* 96. 204.
— *pratense* 204. 205. 403.

Triglochin 147.
— *palustre* 146.
Trigona 272.
Trimen, R. 116.
Trimonöcie 326.
Trimorphe Pflanzen, Hypothese über die Sexualelemente derselben 233. 234.
—, Sexualorgane derselben 232.
Trimorphismus 109. 110. 112. 147.
—, Darwin's biologische Erklärung des 220.
—, Darwin's Erläuterung desselben 235. 236.
Triöcie 109. 297. 327.
Triöcisch 247.
Triökotrimorphie 109.
Triticum turgidum 315.
— *vulgare* 315.
Tritoma 371.
Tritonia longiflora 185.
Trochiliden 161. 179.
Trochilus colubris 366.
Troop 404.
Tropaeolum 75. 104. 132. 355. 387.
— *minus* 198.
— *tricolor* 183. 198.
— *majus* 184.
Tropaeoleen 132. 183.
Tulasne 70. 80.
Tulipa 292.
— *clusiana* 190.
— *gesneriana* 190.
— *silvestris* 355.
Tupeia antarctica 403.
Tupistra nutans 181.
Turnera 105.
Turneraceen 308.
Turpin 68.
Tweedia 126.
Tylor, E. B. 3.

U.

Ulex 184.
Umbelliferen 146. 168. 189. 259. 278. 354. 389.
Umfliegungseinrichtungen, bei Blumen 186.
Umkriechungseinrichtungen, bei Blumen 188.
Umwanderungseinrichtungen, bei Blumen 187.
Unfruchtbarkeit, Ursachen der 205. 206.
Unfruchtbarkeit, bei chasmogamen Blüten 102.
Unger 80.
Unona coelophlaea 311.
Urban, J. 308. 318. 373.
Urinöser Geruch 169.
Urtica 25. 162. 293.
Utricularia 141. 183. 353. 373.
— *vulgaris* 286. 288.
Uvaria 189.
— *nicaraguensis* 189.

V.

Vaccinium 260. 337.
Vaillant, Séb., über den Zweck der Blumenkrone 16.
Vaillantia 109.
Valeriana 146. 266.
— *dioica* 46. 267.
— *officinalis* 145. 190. 322.
— *tripteris* 190.
Valerianaceen 154.
Valerius Cordus 12, — über Vermehrung der Farne 13.
Vallisneria 106. 259.
— *alternifolia* 106.
— *spiralis* 18. 19.
Vallisnerioides 19.
Vanessa 392.
Vandellia 249. 251.
— *nummularifolia* 114. 198. 205. 249.
— *sessiliflora* 114.
Vanilla 77. 105.
Variation 328.
Varro, M. T., über Pflanzengeschlecht 6, — über Samenfeigen 6.
Vaucher, J. P. 77. 109.
Vaucheria 80.
Velleia 294.
Veratrum 247. 265. 336.
— *album* 146. 325.
Verbascum 20. 64. 83. 189. 259.
— *Lychnitis* 205.
— *Lychnitis* × *Thapsus* 18.
— *Myconis* 188.
— *nigrum* 66. 189. 204.
— *phoeniceum* 193. 204.
— *pulverulentum* var. 66.
— *Thapsus* 205.
Verbenaceen 355.
Vererbung 328.
Vererbung des lang- und kurzgriffligen Blütencharakters bei dimorphen Pflanzen 229.
— des Blütencharakters bei trimorphen Pflanzen 238. 239. 240. 241. 242. 243. 244. 245.
Vermehrung, reproduktive 82.
—, vegetative 82.
Veronica 107. 147. 190. 260. 267. 347. 350. 403.
— *agrestis* 205.
— *Buxbaumii* 252.
— *Chamaedrys* 261. 337. 338. 397.
— *polita* 252.
— *salicifolia* 403.
— *spicata* 107. 339.
— *urticaefolia* 337. 338.
Vespa 262. 339. 389.
Vespiden 389. 390. 391.
Vestia lycioides 182.
Viburnum 182.
— *Opulus* 42. 325.
Victoria regia 180. 181.
Vicia 103. 249. 251. 263.
— *Faba* 87. 204.
— *hirsuta* 205. 262.
— *sativa* 205.
— *sepium* 52.
Vicieen 184.
Vilfa 309.
Villars 66. 118.
Villarsia 212. 272. 345.
Vilmorin 317.
Vinca 50. 97. 148. 171. 349.
— *herbacea* 355.
— *major* 50. 128. 204.
— *rosea* 204. 252.
Vincetoxicum officinale 126.
Viola 53. 103. 109. 149. 171. 184. 249. 250. 267. 309. 339. 346. 347. 350.
— *biflora* 268. 338. 397.
— *canina* 204. 249. 268.
— *calcarata* 263. 340. 346. 392.
— *cucullata* 309.
— *Cunninghamii* 309.
— *elatior* 102.
— *filicaulis* 309.
— *floribunda* 309.
— *mirabilis* 53. 101.
— *nana* 250.
— *odorata* 268. 353.
— *Roxburghiana* 250.
— *sagittata* 309.
— *sarmentosa* 309.

Viola suberosa 309.
— *tricolor* 148. 168. 199. 201. 204. 265. 326. 345.
— *tricolor var. alpestris* 340. 346.
— *tricolor var. arvensis* 316.
Viscaria oculata 198. 205.
— *vulgaris* 354.
Viscum, Bestäubung nach Kölreuter 28.
— *album* 327.
Vitis 148. 292.
— *vinifera* 317.
Viviparie 296.
Voandzeia 103. 249. 251.
Vogelbefruchtung 363.
Vogelblütige Pflanzen 160.
Vögel, blumenbesuchende 182. 183. s. a. Kolibris.
Volucella 397.
— *bombylans* 396.
Voyria 345.
Vries, H. de 405.
Vriese, de 75.
Vrolik 75.

W.

Wachsüberzüge als Schutzmittel gegen Ameisen 354.
Wahlenbergia gracilis 375.
— *saxicola* 375.
Wallace 274. 371. 402.
Walz, J. 114.
Ward, Lester F. 375. 404. 405.
Warming 297. 308. 313. 327. 369. 406.
Wärmeentwicklung, in Blüten 75.
Wasserbefruchtung 363.
Wasserblüten 259.
Wasserblütige Pflanzen 161.
Wasserpflanzen, Bestäubung der 106. 375.
Watsonia roseo-alba 185.
Weale, J. P. Mansel 116. 404.
Wedell 107. 118.
Weigelia 44.
Wespenblumen 179. 261. 262. 338. 339. 390.
Westringia rosmarinifolia 374.
Wetterhan 405.
White, F., Buchanan 372. 394.
—, C. F. 405.
Whitelegge 405.
Wiegmann, A. F. 64. 118.
Wilson, A. Stephen 308. 314. 405.
— W. P. 292.
Windbefruchtung 362. 363.
Windblüten 258. 259.
Windblüter, Insektenbesuch 341.
—, nach Sprengel 45.
Windblütige Pflanzen 161. 283. 336.
Wirtgen 109.
Wistaria sinensis 312.
Wittmack 292.
Wolff, C. F. 87.
—, O. J. B. 380.
Wright 404. 405.
Wuchshöhe, bei Selbstbefruchtung und bei Kreuzung 195.
Wulfenia 147.
Wydler 85.

X.

Xanthorhiza apiifolia 189.
Xenogamie 321.
Xenokarpie 321.
Xylocopa 161.

Y.

Yucca aloefolia 371.
— *brevifolia* 371.
— *filamentosa* 371.
— *filifera* 371.
— *rupicola* 371.
— *Wipplei* 371.
Yuccamotte 371. 372.

Z.

Zalacca 372.
Zaluziansky, A. 13.
Zea Mays 205. 208.
Zieria 373.
Zingiberaceen 132. 279. 280. 364.
Zinnia 367.
Zoidiophilae 161.
Zoogamen 161.
Zostera marina 375.
Zosterops 161. 368.
Zweiflügler 395. 396. 397. 398.
Zweihäusige Pflanzen 15.
Zwergwüchsige Pflanzen 322. 323.
Zwitterblütige Pflanzen 15.
Zygaeniden 391.
Zygophyllum Fabago 104.

Druck von G. Bernstein in Berlin.

In **Ferd. Dümmlers Verlagsbuchhandlung** in **Berlin** erschienen:

Allgemeinverständliche naturwissenschaftliche Abhandlungen:

Heft 1. **Ueber den sogenannten vierdimensionalen Raum** von Dr. **V. Schlegel.** 50 Pf.

- 2. **Das Rechnen an den Fingern und Maschinen** von Prof. Dr. **A. Schubert.** 50 Pf.
- 3. **Die Bedeutung der naturhistorischen, insonderheit der zoologischen Museen** von Prof. Dr. **A. Kraepelin.** 50 Pf.
- 4. **Anleitung zu blütenbiologischen Beobachtungen** von Professor Dr. **E. Loew.** 50 Pf.
- 5. **Das „glaziale" Dwykakonglomerat Südafrikas** von Dr. **F. Stapff.** 1 Mark.
- 6. **Die Bakterien und die Art ihrer Untersuchung** von Dr. **Rob. Mittmann.** Mit 8 Holzschnitten. 1 M.
- 7. **Die systematische Zugehörigkeit der versteinerten Hölzer (vom Typus Araucarioxylon) in den palaeolitischen Formationen** von Dr. **H. Potonié.** Mit einer Tafel. 1 M.
- 8. **Ueber die wichtigen Functionen der Wanderzellen im thierischen Körper** von Dr. **E. Korschelt.** Mit 10 Holzschnitten. 1 M.
- 9. **Ueber die Meeresprovinzen der Vorzeit** von Dr. **F. Frech.** Mit Abbildungen und Karten. 1 M.
- 10. **Ueber Laubfärbungen.** Von Prof. Dr. **L. Kny.** Mit 7 Holzschnitten. 1 M.
- 11. **Ueber das Causalitätsprincip der Naturerscheinungen.** Von Dr. **Eugen Dreher.** 1 M.
- 12. **Das Rätsel des Hypnotismus und seine Lösung.** Von Dr. **Karl Friedr. Jordan.** 2. Auflage. 1,20 M.
- 13. **Die pflanzengeographische Anlage im Königl. botan. Garten zu Berlin.** Von Dr. **H. Potonié.** Mit 2 Tafeln. 1 M.
- 14. **Untersuchungen über das Ranzigwerden der Fette.** Von Dr. **Eduard Ritsert.** 1 M.
- 15. **Die Urvierfüssler (Eotetrapoda) des sächsischen Rothliegenden** von Prof. Dr. **Hermann Credner.** Mit Abbildungen. 1 M.
- 16. **Das Sturmwarnungswesen an den Deutschen Küsten** von Prof. Dr. **W. J. van Bebber.** Mit 1 Tafel und 5 Holzschnitten. 1 Mark.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift.

Redaction: Dr. H. Potonié.

Mit Illustrationen.

Wöchentlich $1^1/_2$ bis 2 Bogen gr. 4⁰.

Preis vierteljährlich 4 M. oder in Monatsheften à 1,35 M.

Probenummern jederzeit gratis.

In Ferd. Dümmlers Verlagsbuchhandlung in Berlin erschien ferner:

Einleitung in die analytische Geometrie und in die Lehre von den Kegelschnitten von Dr. **W. Erler**, Professor und Oberlehrer am Königl. Pädagogium bei Züllichau. Mit einer Tafel in Steindruck. Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. 1 M.

Sammlung populärer astronomischer Mittheilungen. Von **Wilhelm Foerster**, Professor und Direktor der Königl. Sternwarte zu Berlin. 3 M. Zweite Folge 1,80 M.

Sammlung wissenschaftlicher Vorträge. Von **Wilhelm Foerster**, Professor und Direktor der Königl. Sternwarte zu Berlin. 4 M., geb. 5 M.

Sammlung von Vorträgen und Abhandlungen. Dritte Folge. Von **Wilhelm Foerster**, Professor und Direktor der Königl. Sternwarte zu Berlin. 4 M., geb. 5 M.

Lehrbuch der Differentialrechnung. Zum Gebrauch für Studierende von Dr. **Harry Gravelius.** 6 M.

Vierstellige Logarithmentafeln. Zusammengestellt von **Harry Gravelius.** Taschenformat 50 Pf.

Vierstellige Logarithmisch-Trigonometrische Tafeln für die Decimalteilung des Quadranten nebst Tafeln der Logarithmen der Zahlen, Antilogarithmen, Tafeln der Zahlenwerte der trigonometrischen Funktionen, Gauss'schen Logarithmen, Quadrattafeln und Logarithmen der Hyperbelfunctionen. Von **Harry Gravelius.** 1,50 M., kartonniert 1,80 M.

Die Geheimnisse der Blumen. Eine populäre Jubiläumsschrift zum Andenken an Christian Conrad Sprengel von Prof. Dr. **O. Kirchner** und Dr. **H. Potonié.** Mit 22 Illustrationen. 1 M.

Einführung in die Kenntnis der Insekten. Von **H. J. Kolbe,** Custos am Königl. Museum für Naturkunde zu Berlin. Mit 324 Holzschnitten. 14 M.

Littrow, Wunder des Himmels oder Gemeinfassliche Darstellung des Weltsystems. Achte Auflage. Nach den neuesten Fortschritten der Wissenschaft bearbeitet von **Edmund Weiss,** Director der Sternwarte und Professor der Astronomie in Wien. Mit 14 lithographierten Tafeln und vielen Holzschnitt-Illustrationen. Erscheint in ca. 36 Lfgn. à 40 Pf.

Littrow, Atlas des gestirnten Himmels. Für Freunde der Astronomie. Vierte, vielfach verbesserte und vermehrte Auflage, bearbeitet von Dr. **Edmund Weiss.** 4 M., elegant gebunden 6 M.

Ueber Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna. Von Dr. **Alfred Nehring,** Professor der Zoologie und Vorsteher der zoologischen Sammlung an der Königl. Landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin. Mit einer Abbildung im Text und einer Karte. 6 M.

Tabellen zur qualitativen Analyse, bearbeitet von Dr. **F. P. Treadwell** unter Mitwirkung von Dr. **Victor Meyer.** Dritte, vermehrte und verbesserte Auflage. 4 M.

Elementare Rechnungen aus der mathematischen Geographie. Von **O. Weidefeld.** Mit 1 Tafel. 2 M.

Druck von G. Bernstein in Berlin.

Messerer

BSB Bayerische StaatsBibliothek
MDZ Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Loew, Ernst

Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage

Berlin 1895

Phyt. 405 x
urn:nbn:de:bvb:12-bsb11882911-4